Veröffentlichungen des Österreichischen Nationalkomitees für das Internationale Biologische Programm (I.B.P.). Abteilung: Produktionsbiologie des Festlandes. Arbeitsgruppe des II. Zoologischen Institutes unter Leitung von Professor Dr. Wilhelm Kühnelt.
Nr. 8

Biologie und Produktionsbiologie des Rohrbohrers Phragmataecia castaneae Hb. (Lepidoptera, Cossidae)

Von Helmut Pruscha

Mit 15 Abbildungen und 12 Tabellen

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Jänner 1972 durch das w. M. W. Kühnelt)

I. Einleitung

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1966—1968 im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (I.B.P.) mit der Zielsetzung durchgeführt, die Produktionsbiologie eines im Schilfgürtel des Neusiedler Sees wichtigen Primärkonsumenten zu klären. Die Wahl fiel auf *Phragmataecia castaneae* Hb. (Lepidoptera, Cossidae), eine für das Untersuchungsgebiet charakteristische Art, deren Raupen ausschließlich in Schilfhalmen (Phragmites communis Trin.) leben. Sie übertreffen die anderen ebenfalls dort vorkommenden halmminierenden Schmetterlingsraupen aus den Familien der Pyraliden und Noctuiden sowohl an Größe als auch in der Häufigkeit des Vorkommens.

Es ist durchaus verständlich, daß die Larvalentwicklung von *Phragmataecia castaneae* nur sehr ungenau bekannt ist, da die Raupen endophag sind und die von ihnen bewohnten Halme normalerweise nicht verlassen. Daher ergab sich die Notwendigkeit, zuerst die Biologie zu klären, bevor von dieser Basis ausgehend die Erarbeitung der Produktionsbiologie in Angriff genommen werden konnte.

Im Anschluß an die Darstellung dieser Ergebnisse soll eine kurze Übersicht der im untersuchten Gebiet vorkommenden Halmminierer gegeben werden. Das Hauptgewicht liegt dabei auf der durch Schmetterlingsraupen hervorgerufenen Schädigung der Schilfhalme.

Herrn Prof. Dr. W. Kühnelt möchte ich an dieser Stelle für die Überlassung des Themas sowie eines Arbeitsplatzes und für das stete Interesse am Fortgang der Arbeit herzlich danken. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. Nopp, der mir mit Rat und Tat beistand. Ferner haben mir Herr Dr. Šedivý (Prag) durch die Bestimmung parasitischer Hymenopteren sowie Herr Dr. Prus (Warschau) und Herr Dr. Moser (Innsbruck) mit der Durchführung einiger kalorimetrischer Untersuchungen wesentlich geholfen.

II. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden am Westufer des Neusiedler Sees ungefähr 500 m nördlich der Freistadt Rust/See im Schilfgürtel durchgeführt. Die von IMHOF (1966) beschriebene Zonierung des Gebietes wird auch in dieser Arbeit beibehalten, weshalb hier nur eine kurze Charakterisierung der vier Zonen erfolgt. Im weiteren Verlauf werden die Kurzbezeichnungen wie folgt zu verstehen sein.

R I: landseitiger Randstreifen des Schilfgürtels, eine Sumpfwiese mit Carex acutiformis, Eleocharis, Juncus und sehr locker stehendem Phragmites communis.

R II: „trockener Rohrwald“ mit Carex riparia, C. gracilis, Bolboschoenus maritimus und Juncus articulatus. In dieser Zone stehen die Halme von Phragmites schütter, sie bleiben niedrig und dünn.

R III und IV: In diesen beiden Zonen wird der Pflanzenbestand in der Hauptsache von Phragmites communis gebildet, neben dem nur wenige Arten, wie Typha angustifolia und submers Utricularia vulgaris, vorkommen. Der Übergang zwischen diesen beiden Zonen ist fließend, es ist daher nicht möglich, eine genaue Grenze zu ziehen. Während R III den Sommer über trockenfällt, ist R IV das ganze Jahr hindurch überflutet und wird deshalb auch als „nasser Rohrwald“ bezeichnet. Der Bestandstyp entspricht dem von TÓTH und SZABÓ (1961) aus dem ungarischen Teil des Neusiedler Sees beschriebenen Scirpeto-Phragmitetum utriculariosum.

Die Untersuchungen über *Phragmataecia castaneae* wurden nur in den geschlossenen Rohrbeständen, also in den Zonen R II

bis R IV durchgeführt. In R II und III erfolgte die Probenentnahme und Aufsammlung entlang des Ruster Transsekts, in R IV hingegen in der Nähe des Seebades Rust.

III. Methode

Für die Feststellung von Dauer und Verlauf der Flugzeit von *Phragmataecia castaneae* wurde wie bei vielen anderen Nachtschmetterlingen der Fang mit Lichtfallen erfolgreich angewendet. Auf Grund der einfachen Herstellung und Handhabung kamen dabei YERMYsche Lichtfallen, die BALOGH (1958) in ihrer Grundform beschreibt, zum Einsatz. Die Falle besteht aus einem Regendach mit 1 m Durchmesser, in dessen Mitte eine Lampenfassung angebracht ist. In 40 cm Entfernung hängt ein Fangtrichter mit 40 cm oberem Durchmesser, durch den anfliegende Tiere in das Tötungsgefäß gelangen. Während der Fangperioden 1967 und 1968 wurde diese Falle durch ein zwischen Regendach und Fangtrichter montiertes Kreuz aus Aluminiumblech modifiziert und damit das Umkreisen der Lampe und anschließende Wegfliegen angelockter Insekten erschwert, beziehungsweise verhindert (MESCH 1965).

Als Tötungsglas diente ein zwei Liter fassendes Marmeladeglas, in dem sich ein $5 \times 5 \times 2$ cm großes mit Chloroform getränktes Stück Gummi befand. Auf diese Art getötete Insekten werden leider sehr spröde, doch ist durch die rasche Wirksamkeit der Erhaltungszustand des gefangenen Materials sehr gut. Ein weiterer Vorteil ist die über die ganze Nacht hin gleichmäßige Abgabe des Tötungsmittels aus dem Gummistück, das an der Oberfläche trocken bleibt, so daß sich im Tötungsglas keine Flüssigkeit befindet.

Um eine lokal begrenzte Wirkung zu erzielen, erfolgte die Anbringung der Lichtfallen 50—100 cm unterhalb der Schilfhalmspitzen. Aus demselben Grund dienten im Jahr 1966 Normalglühbirnen mit 40 W und in den beiden darauffolgenden Jahren mit 100 W als Lichtquelle.

Leider scheiterte die Erforschung der Larvalentwicklung im Laboratorium an den Schwierigkeiten der Aufzucht der Raupen vom Ei bis zur Puppe. Deshalb wurden im Abstand von ein bis zwei Monaten Aufsammlungen in den Zonen R II, III und IV durchgeführt und dabei 200 Halme pro Zone untersucht. Die Halme stammten jeweils von mehreren Stellen, um die Inhomogenität der Besiedlungsdichte auszugleichen. Mit einer eigens dafür

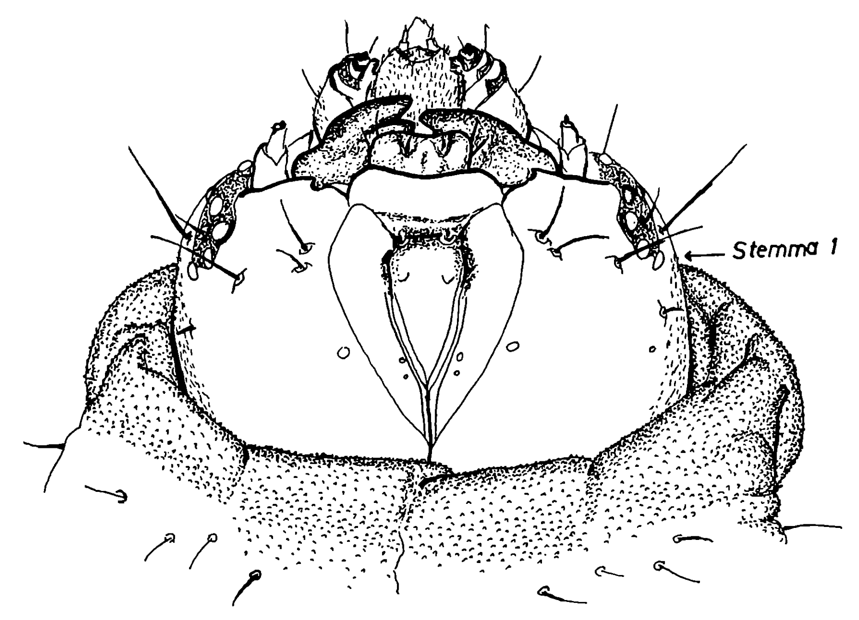


Abb. 1. Dorsale Ansicht des Kopfes einer zweijährigen Raupe.

konstruierten Schere gelang es, die Stengel direkt am Boden oder zumindest sehr tief unter Wasser abzuschneiden und so fast alle in den submersen Teilen der Pflanzen lebenden Raupen zu erlangen. Da sich diese jedoch des öfteren bereits in unerreichbaren Halm- und Rhizomteilen aufhalten, resultiert daraus ein für die Zonen verschieden großer methodischer Fehler, der an anderer Stelle behandelt wird.

Bei allen aufgesammelten Raupen wurde die Breite der Kopfkapsel gemessen, wobei nicht die breiteste Stelle des Kopfes als Bezugspunkt diente, da diese fast immer in das erste Thoraxsegment zurückgezogen ist. Wenn im folgenden von Kopfkapselbreite gesprochen wird, ist immer der zwischen den äußersten Stemmata (Stemmata 1; Abb. 1) gemessene Abstand gemeint, der mit Hilfe eines Okularmikrometers festgestellt wurde. Die erhaltenen Werte sind im Text in Millimeter, in den Abbildungen einfachheitshalber in Okularmikrometereinheiten angegeben.

Als weiteres Kriterium, mit dem das Wachstum der Tiere dargestellt werden kann, ist, in Hinblick auf die Produktionsbiologie, das Gewicht der Tiere von großer Bedeutung. Für die Wägungen standen eine Torsionswaage mit 0—250 mg Wäge-

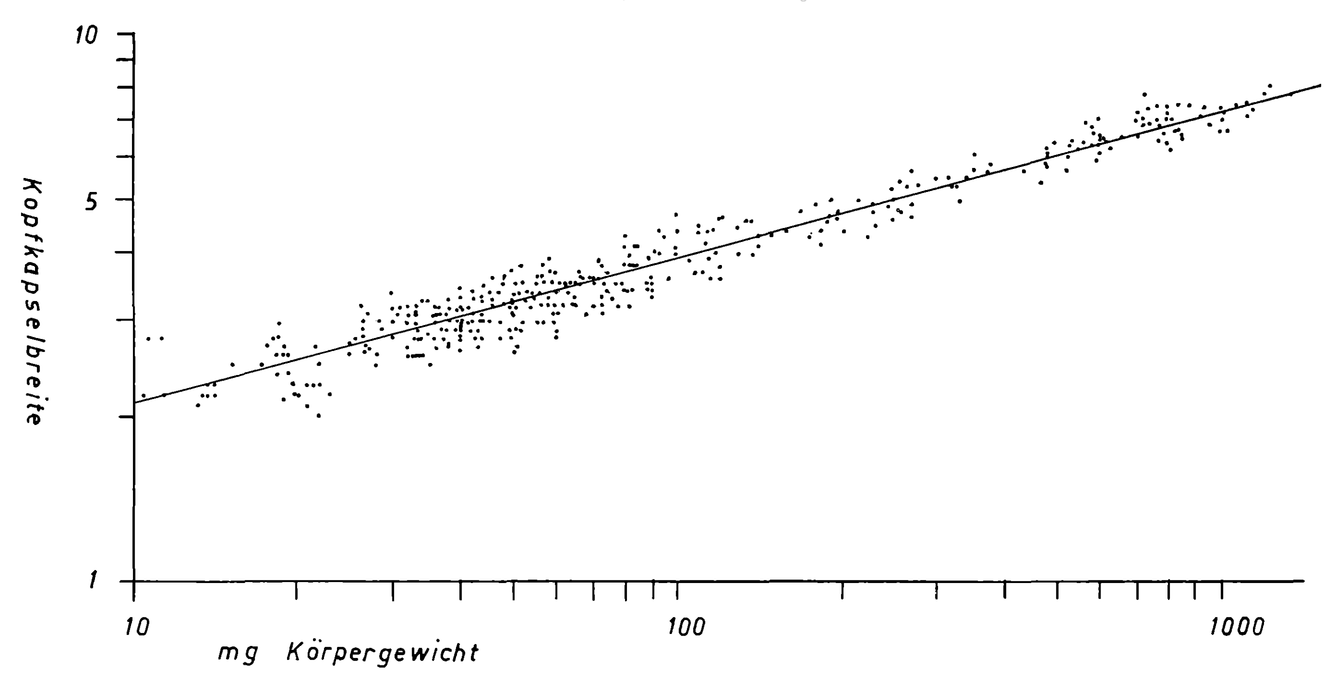


Abb. 2. Relation zwischen Körpergewicht und Kopfkapselbreite der Raupen. Die Breite der Kopfkapsel ist in Mikrometereinheiten (1 e = 0,393 mm), das Gewicht in mg Frischgewicht angegeben.

bereich (Ablesbarkeit ± 0,1 mg) und eine Balkentorsionswaage mit 0—2000 mg Bereich (Ablesbarkeit ± 0,5 mg) zur Verfügung.

Die beiden Größen Körpergewicht und Kopfkapselbreite ergaben im doppelt logarithmisch geteilten Koordinatensystem eine Regressionsgerade (Abb. 2), mit deren Hilfe es möglich war, das Gewicht beim Sammeln verletzter Raupen festzustellen. In gleicher Weise diente sie zur Gewichtsschätzung toter sowie parasitierter Raupen, von denen nur die Kopfkapsel und Reste der Larvenhaut in den Halmen gefunden werden konnten.

IV. Biologie von *Phragmataecia castaneae* Hb.

Durch die strenge Bindung an Phragmites communis Trin. als Futterpflanze ist *Phragmataecia castaneae* ein typischer Bewohner von Sumpflandschaften, weshalb sie auch BERGMANN (1951) als Charakterart für Verlandungsgesellschaften und Flachmoore angibt. Das Vorkommen dieser Art ist daher auf wenige Lokalitäten beschränkt, wo sie aber durchaus häufig ist, wie eben im Schilfgürtel des Neusiedler Sees.

Das Verbreitungsgebiet des Rohrbohrers wird durch das kosmopolitische Auftreten des Schilfes von der Ernährung her nicht begrenzt, so daß diese Art nicht nur von Nordeuropa an bis China und Japan vorkommt (SEITZ 1913), sondern auch aus Afrika, Java und Südamerika bekannt ist (PAGENSTECHER 1909). Obwohl die Raupen weitgehend monophag an Schilf leben, können sie nach HEDDERGOTT (1949) auch in den Stengeln des Zuckerrohres minieren. Auf letzteres deutet auch das Synonym *Phragmatecia saccharum* MOORE hin (DALLA TORRE 1923).

1. Imagines

Die Schmetterlinge sind in den Monaten Mai bis Juli häufig im Schilfgürtel anzutreffen. Tagsüber sitzen sie verborgen an Phragmites-Halmen, von denen sie dank ihrer Färbung kaum zu unterscheiden sind. Erst nach Einbruch der Dunkelheit werden die Tiere aktiv, besonders die Männchen, die auf der Suche nach Weibchen knapp über der Wasseroberfläche dahinfliegen.

Die beiden Geschlechter sind durch eine Fülle verschieden ausgebildeter Details leicht zu trennen. Die Männchen sind kleiner und gedrungener gebaut, die durchschnittliche Körperlänge beträgt 23,1 mm (19,5—26 mm) und die Flügelspannweite 36,3 mm (29,5—42 mm). Die entsprechenden Werte der Weibchen sind 29,5 mm (24—35 mm) Körperlänge und 47,8 mm (39,5—57 mm) Spannweite.

Die Schmetterlinge sind licht ockerfarben behaart und beschuppt, vor allem männliche Exemplare weisen graue Schatten auf den etwas dunkler braunen Vorderflügeln und verloschene Punktstreifen zwischen deren Adern auf. In der Ruhe lassen die spitzer geschnittenen Flügel der Weibchen ungefähr ein Drittel des langen Abdomens frei, dessen letzte Segmente zu einer breiten flachen Legescheide umgebildet sind.

Wie bei vielen kurzlebenden Schmetterlingen ist der Rüssel reduziert und zur Nahrungsaufnahme nicht geeignet, die Palpen sind kurz und wollig behaart. Die Imagines dienen ausschließlich der Reproduktion und leben nur sehr wenige Tage. Im Laboratorium gehaltene Weibchen starben nach drei Tagen, die Männchen erst nach 5—7 Tagen. Hinsichtlich der Lebenserwartung der Männchen ist noch zu bemerken, daß im Freiland infolge größerer Aktivität und dadurch früherer Erschöpfung der Reserven die Tiere bereits nach 3—4 Tagen sterben.

2. Phaenologie der Imagines

Für die Untersuchungen im Jahr 1966 standen zwei Fallen in R IV zur Verfügung, die etwa 100 m voneinander entfernt in gleichartigem Schilfbestand aufgestellt waren. Eine der Fallen leuchtete von Beginn der Abenddämmerung bis Mitternacht, die andere ab dieser Zeit bis zur Morgendämmerung. Mit dieser Anordnung sollte geklärt werden, zu welcher Zeit die Schmetterlinge bevorzugt fliegen. Demgegenüber dienten die Fänge 1967 dazu, die Verteilung des Rohrbohrers in den drei untersuchten Zonen des Schilfgürtels festzustellen. Zu diesem Zweck wurden in R II, III und IV je eine Falle in altem, nicht geschnittenem und ungefähr gleich dichtem Schilf aufgestellt, die alle einheitlich von Beginn der Abenddämmerung bis um 7 Uhr früh leuchteten. Die Kontrollfänge zur Überprüfung des Flugverlaufes wurden 1968 nur mehr mit einer Falle durchgeführt, und zwar mit der in R III, da diese 1967 den höchsten Anflug zu verzeichnen hatte.

Von Mitte Mai bis Ende August konnten 1966 in beiden Fallen gemeinsam 1247 Männchen und 249 Weibchen gefangen werden, davon 853 Männchen und 165 Weibchen vor, der Rest von 394 Männchen und 84 Weibchen nach Mitternacht. Diese Werte machen klar, daß das Flugmaximum der Tiere vor Mitternacht liegt, da vor 24 Uhr ungefähr doppelt so viele Individuen wie nachher in die Fallen gelangten. Durch nächtliche Kontrollen der Fallen, bei denen vor 21 Uhr nur ausnahmsweise eine *Phragmataecia* im Fangglas zu finden war, kann die stärkste Flugaktivität auf

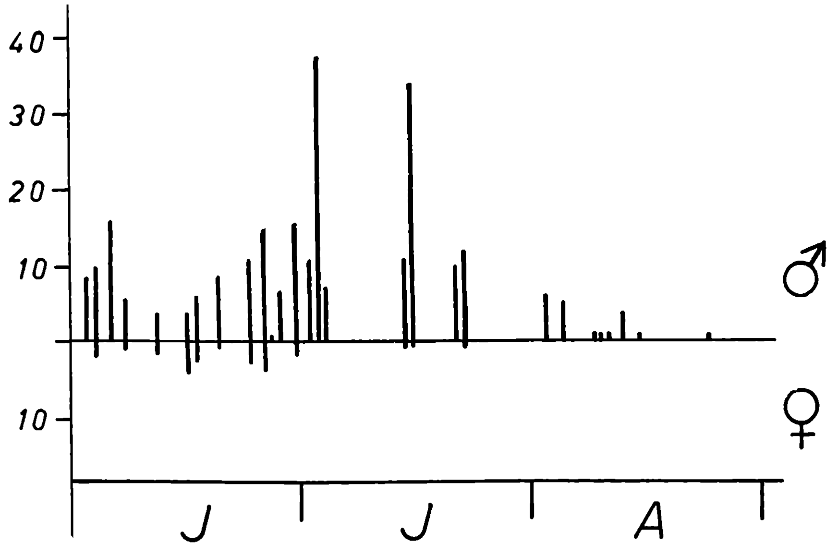


Abb. 3. Anflug von *Phragmataecia castaneae* an die Lichtfallen im Jahr 1966.

die Zeit zwischen 21 Uhr und 24 Uhr fixiert werden. Damit stimmen auch die Angaben von WILLIAMS (1935) überein, der bei Teilung der Nacht in acht Fangperioden den stärksten Anflug von Schmetterlingen — insbesondere von Noctuiden, Geometriden und Crambiden — in der 2.—4. Periode erhielt, was ungefähr demselben Zeitraum entspricht.

In der Tab. 1 sind die nach Zonen sowie nach Männchen und Weibchen getrennten Anflugwerte für die Monate Mai bis Juli 1967 wiedergegeben. Viel besser als durch die Einzelfangdaten wird daraus ersichtlich, daß *Phragmataecia castaneae* am häufigsten

Tab. 1. Anzahl der 1967 in den Zonen II, III und IV pro Monat gefangenen Phragmataecien.

Zone	R IV		R III		R II	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Mai	453	39	493	21	302	32
Juni	447	19	1049	29	633	25
Juli	874	84	1904	142	1743	123
Summe	1774	142	3446	192	2678	180

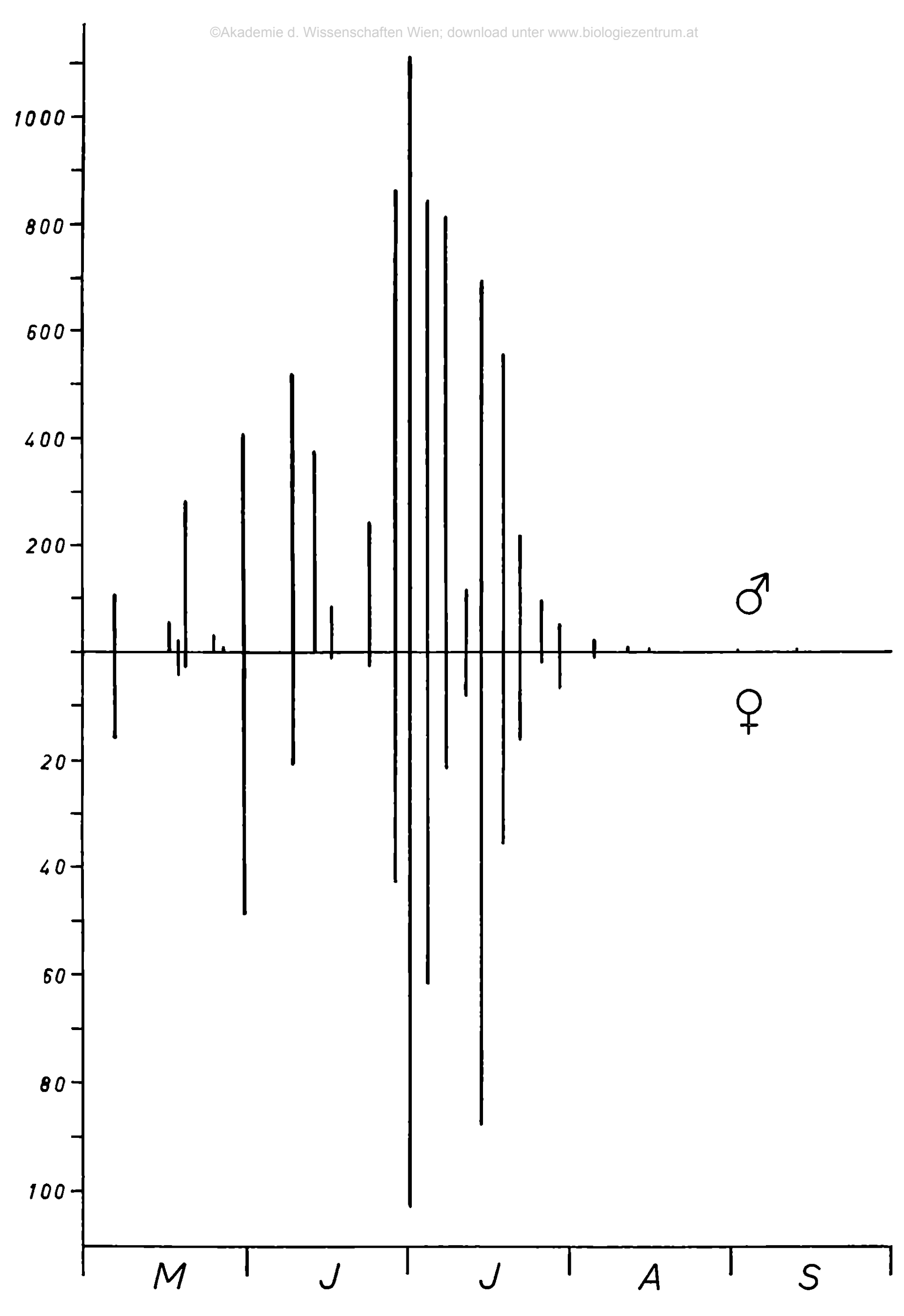


Abb. 4. Gesamtanflug von *Phragmataecia castaneae* an die Lichtfallen im Jahr 1967.

in R III zu finden ist. Etwas schwächer war der Anflug in der Falle in R IV und in R II konnte nur rund die Hälfte der Fangzahlen aus R III erreicht werden.

Die hier wiedergegebene Häufigkeitsverteilung des Rohrbohrers im Schilfgürtel findet später in dieser Arbeit ihre Bestätigung durch die unabhängig davon untersuchte Verteilung der Raupen, welche dasselbe Bild ergibt.

Naturgemäß ist die Flugaktivität sehr stark durch die herrschenden Wetterbedingungen beeinflußt, doch kann mit dem hier vorliegenden Zahlenmaterial keine statistisch gesicherte Korrelation zwischen Wetterfaktoren und Insektenflug, wie sie WILLIAMS (1939, 1940, 1951 und 1961) auf Grund langjähriger Untersuchungen berechnet, angegeben werden. Vergleicht man

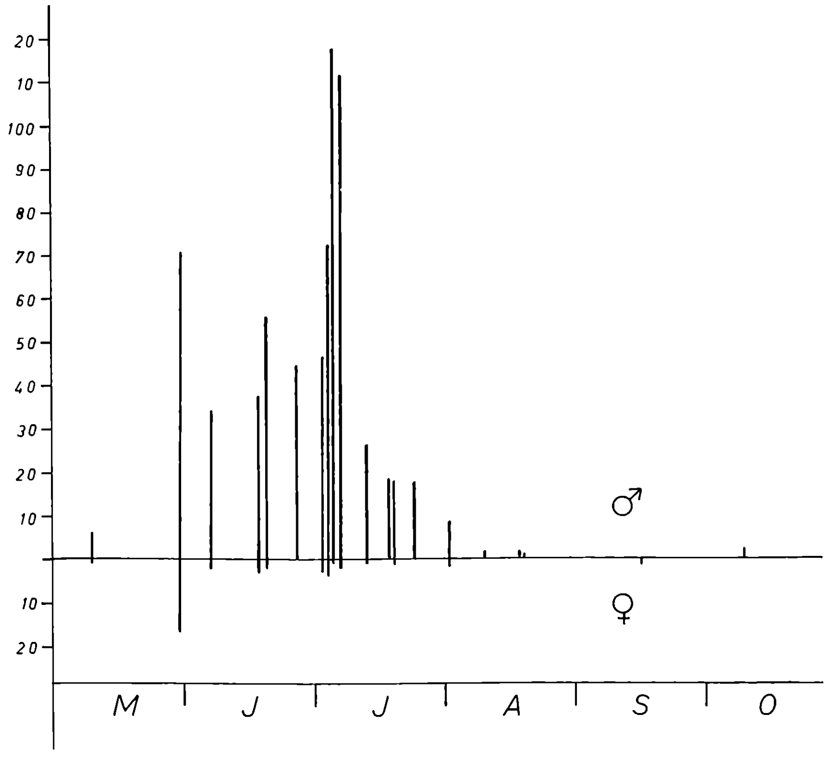


Abb. 5. Diagramm der 1968 mit der Lichtfalle in R III gefangenen Schmetterlinge.

die Histogramme der Fallenfänge der Jahre 1966—1968 (Abb. 3—5), ohne Berücksichtigung der klimatischen Daten, dann stimmt der Flugverlauf in groben Zügen durchaus überein. Die ersten Imagines von *Phragmataecia castaneae* fingen sich mit Maibeginn in den Lichtfallen (frühester Fang: 6. 5. 1967). Von da an steigen die Zahlen der gefangenen Tiere, bis das erste Flugmaximum zwischen dem letzten Mai- und dem ersten Junidrittel erreicht ist. Nach deutlicher Verringerung der Werte um Mitte Juni nimmt die Individuenzahl sehr stark zu und erreicht den zweiten und weitaus höheren Gipfel in allen drei Jahren einheitlich mit Julibeginn. Den Juli hindurch gelangen beständig weniger Exemplare dieser Art in die Fallen, bis im August und September nur vereinzelte Männchen und kaum noch Weibchen gefangen werden. Der letzte Nachweis für Weibchen konnte am 15. 9. 1968, für Männchen hingegen am 9. 10. 1968 erbracht werden.

Die wesentlich höheren Fangzahlen der Männchen in den Lichtfallen bringen nicht die Verteilung der beiden Geschlechter, sondern nur deren unterschiedliche Flugaktivität und verschiedene Anlockung durch die Lichtfallen zum Ausdruck. Vorwegnehmend muß gesagt werden, daß das tatsächliche Geschlechterverhältnis 5:4 beträgt, wie an Hand der aufgesammelten Puppen nachgewiesen wird.

Tab. 2. Geschlechterverhältnis der in den Lichtfallen gefangenen Männchen und Weibchen von *Phragmataecia.*

	1967			1968		
	♂	♀	♂:♀	♂	♀	♂:♀
Mai	1248	92	13,6:1	160	26	6,2:1
Juni	2129	73	29,2:1	284	12	23,7:1
Juli	4521	349	13,0:1	422	10	42,2:1
Summe	7898	514	15,4:1	866	48	18,0:1

In den beiden Fangjahren 1967 und 1968 betragen die Anflugzahlen der Männchen ein Vielfaches derjenigen der Weibchen. Einer Totalsumme von 8764 gefangenen Männchen stehen nur 562 Weibchen gegenüber, das in den Lichtfallen festgestellte Verhältnis lautet demzufolge 15,6:1. Nach Monaten aufgeschlüsselt (Tab. 2) ergeben sich jedoch sehr große Schwankungen von 6,2 bis 42,2:1. Das gleichmäßigste Bild in bezug auf das Verhältnis Männchen:Weibchen bietet die Abb. 4 mit den Fangdaten für das Jahr 1967. Der Anflug der Männchen ist gegenüber dem der

Weibchen mit 10fach verkleinertem Maßstab eingezeichnet, wodurch ein einigermaßen symmetrischer Eindruck entsteht, da sich die Fangzahlen meistens zwischen den Grenzen 10:1 bis 20:1 bewegen. Das kommt auch in den Summenwerten für 1967 mit 15,4:1 (7898 ♂♂:514 ♀♀) und 1968 mit 18,0:1 (866 ♂♂:48 ♀♀) gut zum Ausdruck.

3. Gonadenuntersuchungen an Weibchen

Verwendet wurden hauptsächlich die von Mai bis Juli 1967 in den Lichtfallen gefangenen Weibchen. Trotz der selektiven Anlockung derartiger Fallen mußte dieser Weg gewählt werden, um Anhaltspunkte über Lebensdauer, Eizahl und Eiablagetermin der Weibchen zu gewinnen, da es unmöglich war, eine genügend große Anzahl von Weibchen auf andere Weise zu fangen.

Die kurze Lebensdauer weiblicher Imagines bedingt, daß sie die Puppe bereits mit gut entwickelten Ovarien verlassen. Vor der Eiablage fliegen sie kaum und gelangen so zu dieser Zeit selten in die Lichtfallen, weshalb der prozentuelle Anteil mit 8,1% aller gefangenen Tiere dementsprechend gering ist. Wesentlich mehr Weibchen fingen sich während sie die Eier ablegten (32,2%), doch der größte Anteil, nämlich 59,7% aller untersuchten Schmetterlinge, entfällt auf jene, welche alle Eier oder wenigstens zum größten Teil bereits abgelegt hatten. Die Werte der Tab. 3 wurden durch Summierung der Einzelwerte aller Fallen erhalten.

Tab. 3. Verteilung der vor, während und nach der Eiablage gefangenen Weibchen in den Lichtfallenfängen des Jahres 1967. Die Werte sind in Prozent aller gefangenen Weibchen angegeben.

	Mai	Juni	Juli	Summe
Weibchen vor der Eiablage	5,6	11,8	8,5	8,1
Weibchen während der Eiablage	37,9	41,2	27,7	32,2
Weibchen nach der Eiablage.	56,5	47,0	63,8	59,7

4. Eiablage

Die Kopula erfolgt in den späten Nacht- bis frühen Morgenstunden. Manchmal bleiben die Imagines bis zur nächsten Nacht an demselben Halm sitzen. Nach Beendigung der Kopula beginnt das Weibchen sofort mit der Eiablage. Es sitzt dabei knapp über der Wasseroberfläche und führt mit seinem Abdomen pendelnde

Bewegungen aus, bis es eine ausreichende Spalte zwischen Blattscheide und Stengel findet. In diese zwängt es dann seine Legescheide und legt einen Teil der vorhandenen Eier in einem Gelege ab. Je nach der Größe des Weibchens schwankt die Zahl der Eier zwischen 200 und 400 Stück, meistens sind es aber um 300. Diese werden in Gelegen zu je 30—80 Eiern in der beschriebenen Weise untergebracht.

Eine Bevorzugung von Halmen mit bestimmtem Durchmesser, wie es MOOK (1967) und WAITZBAUER (1969) für *Lipara lucens* feststellten, konnte für *Phragmataecia castaneae* nicht nachgewiesen werden. Der Durchmesser der Halme, an welche die Eier abgelegt werden, ist für sie von weit geringerer Bedeutung, da die Raupen sich ihre Futterhalme selbst aussuchen.

Der langsame und unbeholfene Flug der Weibchen bringt es mit sich, daß die Gelege nicht sehr weit voneinander abgelegt werden, weshalb einjährige Raupen an manchen Stellen in großer Zahl vorkommen.

5. Das Ei

Die Eier von *Phragmataecia castaneae* weisen fast keine Skulptur auf, sie sind unscheinbar weißgrau mit mattem Seidenglanz. Solange sich die Eier in den Ovariolen befinden, sind sie zylindrisch mit etwas gewölbten Stirnseiten. Ihre länglich-ovale und flache Form, welche sie in den Gelegen aufweisen, wird ihnen erst bei der Ablage aufgezwungen (DÖRING 1955), da sie weichschalig sind und sich daher dem schmalen Spalt, in den sie gelegt werden, anpassen. Durch die Sekrethülle, welche die Eier umgibt, wird das Gelege fest mit dem Halm verkittet und gleichzeitig vor mechanischer Beschädigung geschützt.

Durchschnittlich sind die Eier 1,38 mm lang (1,18—1,57 mm) und 0,84 mm breit (0,67—0,98 mm), wie die Messung von 140 Eiern aus verschiedenen Gelegen ergab. Das Durchschnittsgewicht beträgt 0,67 mg pro Ei.

6. Die Larvalentwicklung

Nach meinen Beobachtungen im Laboratorium schlüpfen die kleinen Raupen bei Temperaturen um 23°C nach 12—15 Tagen aus den Eiern. Sie verlassen ein bis zwei Tage darauf das Gelege, nachdem sie den größten Teil der Eischalen gefressen haben. Zu dieser Zeit beträgt das Gewicht der Raupen 0,61 mg (Durchschnittswert von 360 gewogenen Raupen), die Breite der Kopfkapsel schwankt zwischen 0,47 und 0,49 mm.

Die Raupen des ersten Stadiums sind bleich beinfarben, mit sechs rötlichbraunen Streifen, die dorsal im Bereich zwischen Mesothorax und drittem Abdominalsegment weiter entfernt, sonst aber sehr eng nebeneinander verlaufen. Die 4 lateralen Streifen setzen sich aus den hintereinander liegenden, rötlichbraunen, borstentragenden Schildchen, den Pinaculae, zusammen, sie sind daher an den Segmentgrenzen unterbrochen. Bei älteren Raupen sind die Pinaculae kaum dünkler als die bleiche Grundfarbe, weshalb sie nicht als laterale Streifen in Erscheinung treten. Kopf und Nackenschild sind stark sklerotisiert und dunkelbraun, letzterer ist mit zwei Reihen nach hinten gerichteter Höcker und Dornen bewehrt.

Nach dem Verlassen der Eier bohren sich die Raupen nicht sofort in einen Halm ein, sondern fressen, wie durch Aufzuchtversuche festgestellt werden konnte, zuerst an Blatt- und Halmteilen. Dieselbe Verhaltensweise wird von NISHIDA & TORII (1970) für die in Reishalmen minierenden Schmetterlingsraupen der Familie Pyralidae berichtet. Die erste Häutung findet noch außerhalb der Schilfhalme statt, weshalb in den Fraßgängen nie Kopfkapselreste des ersten Larvenstadiums zu finden waren.

Mit einem Körpergewicht von 2—4 mg bohren sich die Raupen des zweiten Stadiums knapp über der Wasseroberfläche in einen Halm ein. Das dabei entstehende Loch wird sofort absolut wasserdicht versponnen, wodurch das Eindringen von Wasser in den Halm verhindert wird. Die Raupen bleiben nicht lange in dem Internodium, in das sie eingedrungen sind. Bald bohren sie sich in das darunter liegende Halmstück, wobei das in der Trennwand entstandene Loch ebenfalls wasserdicht versponnen wird. Proportional mit dem wachsenden Gewicht der Raupe nimmt der Fraßgang halmabwärts an Länge zu.

Wie aus Abb. 6 ersichtlich ist, wachsen die Raupen ungefähr bis Ende November. Durchschnittlich wiegen sie zu diesem Zeitpunkt 50 mg, doch variieren die Gewichte in weiten Grenzen (20—200 mg), was durch die lange Flugzeit und damit ebenso lange Periode der Eiablage verursacht wird.

Ebenso entwickeln sich die Raupen in der Zeit Mai—Juni rascher und haben ihren nachfolgenden Artgenossen gegenüber einen großen Vorsprung. Dieselben Unterschiede wie die Gewichte zeigen auch die Kopfkapselbreiten, die zwischen 0,83 und 1,81 mm schwanken, im Durchschnitt aber 1,1 mm groß sind (Abb. 7).

In den Wintermonaten Dezember bis März ist keine Gewichtszunahme der Raupen festzustellen. Diese Zeit verbringen die

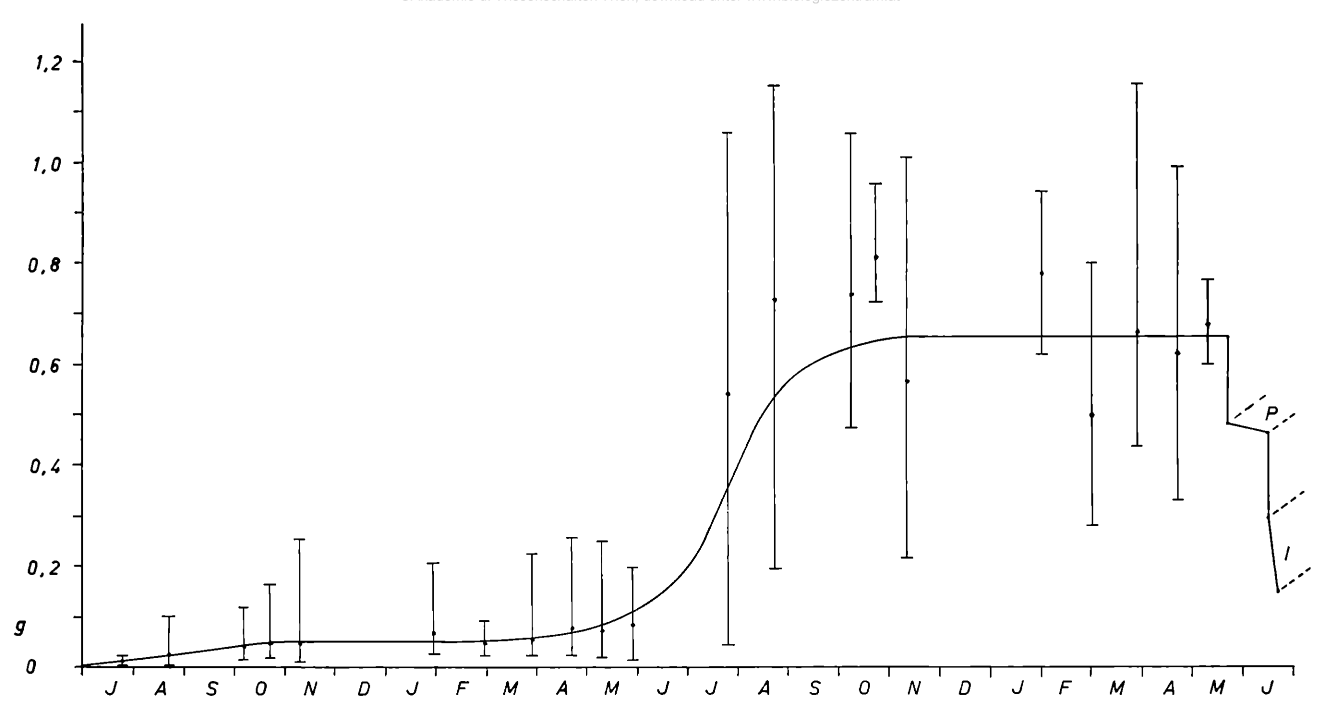


Abb. 6. Durchschnittliches Gewicht der Raupen, Puppen und Imagines während eines Entwicklungszyklusses. Die vertikalen Striche geben die Maximalabweichung an. P=Puppe, I=Imago.

Tiere im untersten Teil ihres Fraßganges, inmitten der versponnenen Faeces. Der Gang ist in der Regel drei bis vier Internodien lang, die Raupen befinden sich daher ungefähr 20 cm unter der Wasseroberfläche. Dort sind sie keinen so extremen Temperaturschwankungen ausgesetzt wie die Tiere in den oberen Stengelteilen und müssen selten Temperaturen unter 0° C ertragen.

Die *Phragmataecia*-Raupen besitzen keine Diapause, sondern werden nur durch die tiefen Temperaturen in ihrer Aktivität eingeschränkt. Sobald das umgebende Wasser wärmer wird, setzt das Wachstum wieder ein. Im April steigen die Raupen in die oberen Teile ihres Fraßganges und erweitern diesen in vielen Fällen um ein bis zwei Internodien nach oben hin. Bevor sie den Halm verlassen, wiegen sie durchschnittlich 80 mg und der Wert für die Kopfkapselbreite beträgt 1,4 mm.

Der Wechsel der Futterhalme findet hauptsächlich Mitte Mai bis Mitte Juni statt, was an Hand der zensusmäßigen Aufsammlungen nachgewiesen werden konnte. Dabei verläßt die Raupe den alten Halm und steigt auf einen neuen über, in den sie sich wieder nahe der Wasseroberfläche einbohrt. Von dort dringt sie zu den tiefer gelegenen Halmteilen vor, deren Mark saftiger und nährstoffreicher ist. Die Zunahme des Körpergewichtes erfolgt sehr rasch und ist meistens Ende November abgeschlossen. Vor der zweiten Überwinterung werden die Löcher in den obersten Nodien des Ganges versponnen und manchmal noch zusätzliche Querwände angefertigt. Das oberste, hin und wieder noch das darunter liegende Loch, weist ein wasserdichtes Gespinst auf, das einen Wassereinbruch verhindern kann, falls der Stengel abbricht oder abgeschnitten wird.

Den zweiten Winter verbringen die Raupen ebenfalls im untersten Teil ihres Fraßganges, nur daß sie jetzt wesentlich tiefer, nämlich 30—60 cm unter der Wasseroberfläche anzutreffen sind. Das Gewicht der zweijährigen Raupen ist weit unterschiedlicher als das einjähriger, es variiert im Winter zwischen 250 und 1200 mg, je nach Alter und zukünftigem Geschlecht. Durchschnittlich wiegen die Larven während der Überwinterung 650 mg, die Breite der Kopfkapsel beträgt 2,6 mm, mit Schwankungen von 2,0—2,9 mm.

Nach der Überwinterung halten sich die Raupen in den höher gelegenen Teilen des Ganges auf. Individuen, die das Maximalgewicht bereits vor November erreicht haben, nehmen bis zur Verpuppung kaum mehr Nahrung zu sich, die anderen fressen so lange in ihren Halmen, bis auch sie sich verpuppen können. In wenigen Fällen wechseln zweijährige Raupen ihre Halme ein

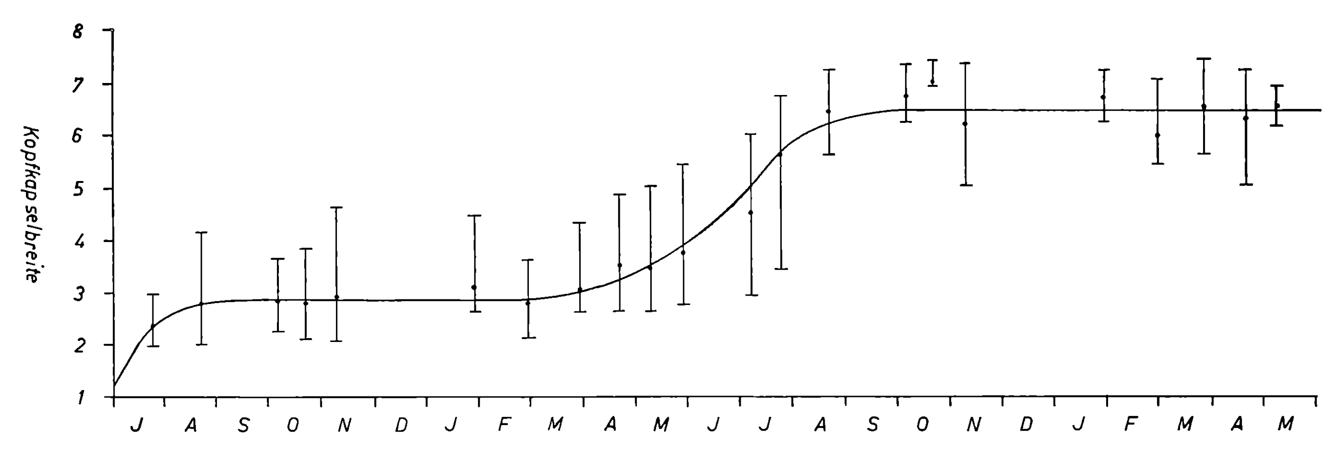


Abb. 7. Durchschnittliche Kopfkapselbreite der Raupen. Die senkrechten Striche geben die Maximalabweichung von den Mittelwerten an. Die Breite ist in Mikrometereinheiten angegeben.

weiteres Mal, um die Entwicklung vollenden zu können. Durchschnittlich beträgt das Gewicht verpuppungsbereiter männlicher Raupen 550 mg, das weiblicher 780 mg.

7. Das Puppenstadium

Vor der Verpuppung nagt die erwachsene Raupe einen drehrunden Gang, weit hinauf in den oberhalb der Wasseroberfläche gelegenen trockenen Teil des Stengels. Er ist so breit, daß die Puppe genau hineinpaßt und immer engen Kontakt mit der Wand behält. Es entsteht damit ein Gang vom Rhizom bis ungefähr einen halben Meter über dem Wasserspiegel. Diese Länge entspricht, je nach Standort des bewohnten Halmes, einer Anzahl von 10—20 Internodien, in welchen sich die Raupe aufhält. Kurz bevor sich die Raupe verpuppt, nagt sie knapp unter dem obersten Nodium ein Ausschlupfloch, vor dem nur die Epidermis als dünnes Häutchen stehenbleibt. Dann spinnt sie eine kuppelartige Querwand oberhalb dieses Loches, so daß der Puppe nur der Weg zum Ausschlupf offenbleibt. Als letztes fertigt die Raupe eine Querwand etwas über der Wasseroberfläche an, oberhalb der die Verwandlung zur Puppe erfolgt.

Die zu Beginn lichtbraune Puppe wird später dunkelbraun bis braunschwarz, ihr durchschnittliches Gewicht ist bei Weibchen 550 mg, bei Männchen nur 400 mg. Die Puppe ist schlank, lang und beweglich, es liegt hier eine Puppa incompleta (HERING 1926) vor, wie bei allen Cossiden und Aegeriiden. Dadurch daß Thorax und Abdomen gleich breit sind, entsteht eine walzenförmige Gestalt, die noch durch die kurzen Flügelscheiden unterstrichen wird. Der Kopf läuft in einen schnabelartigen Stirnfortsatz aus. An den Abdominalsegmenten befinden sich je zwei Reihen caudad gerichteter Dornen, mit Ausnahme des letzten Segmentes, das durch 16 spitze Erhöhungen ausgezeichnet ist. Mit Hilfe dieser Höcker und Dornen kann sich die Puppe im Halm auf und ab bewegen. Nach Ablauf der 20—30tägigen Puppenruhe schiebt sich die Puppe soweit aus dem Halm heraus, bis der Thorax und die ersten Abdominalsegmente frei sind. Dann erst verläßt die Imago die Puppenhülle, die im Halm stecken bleibt. Dieser Vorgang erfolgt in der Abenddämmerung oder den ersten Nachtstunden und nimmt ½ bis 1 Stunde in Anspruch.

Das Verhältnis Männchen: Weibchen konnte an Hand der gefundenen Puppen mit 5:4 festgestellt werden. Die Unterscheidung der männlichen und weiblichen Puppen ist durch die ver-

schiedene Ausbildung der letzten beiden Segmente leicht möglich. Ebenso weisen Weibchen meistens wesentlich größere und schwerere Puppen auf als Männchen.

V. Produktionsbiologie von *Phragmataecia castaneae*

1. Einleitung

In jeder Nahrungskette bilden die grünen Pflanzen die erste oder Produzentenebene, gefolgt von der Ebene der Primärkonsumenten, der die Herbivoren angehören. Letztere nützen die Nettoprimärproduktion aus, das ist jene in den Pflanzen gespeicherte Energie, die innerhalb des Beobachtungszeitraumes nicht zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen verbraucht wird.

Das gefressene Material (C) wird bei den Pflanzenfressern zum größeren Teil als Faeces und Urin (FU) ausgeschieden, ohne dem Stoffwechsel zur Verfügung zu stehen. Der andere Teil dient zum Aufbau körpereigener Substanzen und wird daher als Assimilation (A) oder auch als Bruttoproduktion bezeichnet. Von dieser assimilierten Nahrung muß die Energie zur Aufrechterhaltung sämtlicher Lebensvorgänge bereitgestellt werden (Respiration R), und erst der verbleibende Rest dient zur Bildung neuen tierischen Gewebes, das am Ende des betrachteten Zeitraumes als Nettoproduktion (P) in Erscheinung tritt.

Diese Beziehungen lassen sich durch folgende Formeln eindeutig erklären:

$$C = A + FU \qquad \text{und} \qquad A = P + R$$

daraus ergibt sich:

$$\underline{C = P + R + FU}$$

Um den Weg, der zur Berechnung von P führt, klar zu zeichnen, muß auf die Gleichung

$$P = \Delta B + E$$

verwiesen werden. Demnach setzt sich die Produktion aus der Veränderung der Biomasse (Δ B), deren Wert positiv oder negativ sein kann, und aus der Elimination (E) durch Tod oder Emigration zusammen. Sie ist daher als jene Menge organischer Substanz definiert, welche von den Mitgliedern einer Population (einschließlich der bereits gestorbenen) aufgebaut und nicht zur Respiration verwendet wird (PETRUSEWICZ 1967a).

Bedeutung der Symbole:

C =Konsumation
P =Produktion
R =Respiration
FU =Faeces und Urin
A =Assimilation
B =Biomasse
ΔB =Biomassewechsel
E =Elimination
Bt =Biomasse nach der untersuchten Zeit

Die hier wiedergegebenen Definitionen der verwendeten Begriffe und Symbole wurden anläßlich des „Working Meeting on Principles and Methods of Secondary Productivity Studies of Terrestrial Ecosystems" in Jablonna 1966 festgelegt (siehe PETRUSEWICZ 1967).

2. Methode

Die Messung des Sauerstoffverbrauches wurde in Plexiglasrespirometern durchgeführt, die den von SCHOLANDER, CLAFF, ANDREWS and WALLACH (1952) beschriebenen im Prinzip gleichen. Detaillierte Angaben sowie eine Abbildung der verwendeten Respirometer finden sich bei NOPP (1965). Während der Messung befanden sich die Respirometer in einem Wasserbad, dessen Temperatur mittels eines Tauch-Thermostaten (Thermomix II) konstant auf ± 0,01°C gehalten wurde. Im Sommer erfolgten die Messungen bei 15 und 20°C, in den Wintermonaten bei 10°C. Je nach Versuchstemperatur und Größe der gemessenen Individuen ergab sich eine Versuchsdauer zwischen 3 und 24 Stunden. Ebenso unterschiedlich waren die Intervalle, in denen die Ablesungen durchgeführt wurden, sie variierten zwischen 10 Minuten und 2 Stunden.

Um vor und während der Messung einen möglichst gleichmäßigen Aktivitätszustand der Tiere zu gewährleisten, wurden die Raupen einen Tag vor Beginn des Versuches in ein Halmstück gebracht und samt diesem in das Respirometer gesetzt. Befanden sich die Raupen ohne schützendes Halmstück in der Meßkammer, so zeigten sie einen wesentlich höheren Sauerstoffverbrauch, da sie unruhig umherkrochen. Kontrollversuche mit leeren Halmstücken ergaben einen Fehler von ungefähr +2% (bis maximal +5%), der wegen seiner Geringfügigkeit vernachlässigt wurde.

Die Puppen kamen ähnlich wie die Raupen entweder in trokkenen Halmstücken oder in Rollen aus Filterpapier in das Respirometer. Bei den Imagines war lediglich die Messung des Sauerstoffverbrauches in der Ruhe möglich, da die Kapazität der verwendeten Meßkammern nicht ausreichte, den Verbrauch während des Fluges zu erfassen.

Der Temperaturkoeffizient (Q_{10}) wurde für die Raupen und Puppen bei 10 und 20° C, für die Imagines bei 15 und 20° C ermittelt. Zwischen den Messungen bei verschiedener Temperatur lag eine Pause von mehreren Stunden, um eine Verfälschung der Ergebnisse durch kurzfristige Adaptationsvorgänge zu unterbinden. Die so erhaltenen Q_{10}-Werte dienten zur Umrechnung der meistens bei 20° C gemessenen Respirationswerte auf die Temperaturen des Freilandes. Aus der Tabelle 4 sind die langjährigen Monatsmittel der Lufttemperatur von Neusiedl und Rust, welche der Berechnung des Sauerstoffverbrauches von Puppen und Imagines zugrunde gelegt wurden, sowie die Monatsmittel der Wassertemperatur in 15 cm Tiefe, für die Raupen, ersichtlich.

Tab. 4. Langjährige Monatsmittel der Lufttemperatur von Neusiedl und Rust sowie die Monatsmittel der Wassertemperatur bei Rust im Jahr 1968, 15 cm unter der Wasseroberfläche gemessen.

Monat	J	F	M	A	M	J	J
Neusiedl	—1,9	—0,1	4,7	10,2	15,0	18,4	20,5
Rust	—1,3	—	—	10,2	—	18,4	20,2
Wassertemperatur	—	—	8,4	14,7	17,1	19,8	19,9
Monat	**A**	**S**	**O**	**N**	**D**		
Neusiedl	19,8	16,4	10,1	5,1	0,1		
Rust	19,8	16,4	10,1	5,1	—		
Wassertemperatur	19,0	16,4	11,4	6,6	0,9		

Die Berechnung des Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) erfolgte gemäß der Formel von PROSSER & BROWN (1962):

$$Q_{10} = \left(\frac{K_{20}}{K_x}\right)^{\frac{10}{t_{20} - t_x}}$$

Der Q_{10} ist demnach der Quotient der Sauerstoffverbrauchswerte (K), die bei einer Temperaturdifferenz von 10° C gemessen

wurden. Mit diesem Q_{10} und unter Zuhilfenahme der Temperaturdaten aus der Tab. 4 wurde der im Laboratorium ermittelte O_2-Verbrauch auf die Freilandbedingungen transponiert. Danach konnte dann die Respiration der Population errechnet und abschließend die veratmete Energie in cal/m² angegeben werden. Alle in dieser Arbeit angeführten O_2-Verbrauchswerte sind auf 0°C und 760 mm Hg korrigiert.

Der Energiegehalt der organischen Substanz aller Stadien von *Phragmataecia castaneae* wurde mit zwei verschiedenen Kalorimetern gemessen. Für die Messung von Eiern, Exuvien und jungen Raupen standen naturgemäß Proben von sehr geringem Gewicht zur Verfügung, weshalb diese in einem Phillipson Mikrobombenkalorimeter (PHILLIPSON 1964, hergestellt von Gentry & Wiegert) verbrannt wurden. Alle anderen Proben wiesen die erforderliche Mindestmenge für ein adiabatisches IKA-Kalorimeter (Janke und Kunkel) auf. Die Trocknung erfolgte generell bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz.

3. Mortalität

Wie viele Raupen des ersten Stadiums auf dem Weg von dem Eigelege bis zu einem Halm, in den sie sich einbohren können, sterben, war nicht erfaßbar. Sobald die Raupen anscheinend geschützt in den Schilfhalmen minieren, wird offenkundig, daß neben Häutungsschwierigkeiten, klimatischen Einflüssen und Räubern die Parasiten den wichtigsten Mortalitätsfaktor darstellen.

In den meisten Fällen erfolgt die Parasitierung durch *Meloboris grisescens* GRAV. (Ichneumonidae). Diese Art, die in gleicher Weise die Raupen von *Chilo phragmitellus* (Pyralidae) befällt, parasitiert vorzugsweise in den einjährigen Raupen, welche sich bis zum Winter durchaus normal entwickeln und überwintern. Erst im Frühjahr wird die Parasitierung offenkundig. Die befallenen Raupen gehen ein bis zwei Internodien höher halmaufwärts als ihr Fraßgang reicht und nagen unterhalb der obersten Scheidewand ein Loch. Dieses befindet sich daher über der Wasseroberfläche und bleibt wie bei der Verpuppung von der stehengebliebenen äußeren Epidermis verschlossen. Jetzt verläßt die Ichneumonidenlarve die sterbende Wirtsraupe und verpuppt sich in einem selbstverfertigten Kokon unterhalb des Ausschlupfloches. Die Imago schlüpft im Mai bis Juli und gelangt durch das von der Raupe genagte Loch ins Freie.

Als weiterer Parasit tritt vereinzelt *Hygrocryptus brevispina* THOMS. (Ichneumonidae) in Erscheinung, der ebenfalls in *Phragmataecia* und *Chilo phragmitellus*-Raupen vorkommt. Hauptsächlich in zweijährigen Raupen parasitiert eine kleine unbestimmte Ichneumonide, von der pro Wirtsraupe verschieden viele Larven zur Entwicklung gelangen, wobei deren Anzahl vom Gewicht des Wirtes abhängt. Wenn die Imagines im Herbst den Halm verlassen, bleiben in dem Fraßgang der toten Raupe manches Mal bis weit über 100 weiße Kokons zurück, die das Lumen einiger Internodien ausfüllen können. Der Befall durch *Meloboris grisescens* macht rund 98% der Fälle aus, der aller übrigen Ichneumoniden etwas mehr als ein Prozent. Von sehr geringer Bedeutung ist die Parasitierung durch nicht bestimmbare Tachiniden, die mit 0,5% nicht ins Gewicht fällt.

Da die Raupen an der Halmbasis minieren, sind sie vor Räubern weitgehend sicher. Sie entgehen damit z. B. der Blaumeise (*Parus caerulus* L.), die im Winter mit großer Sicherheit die verschiedenen Bewohner aus den Schilfhalmen herausholt. Diesem Vogel fallen die etwas höher im Halm lebenden Raupen von *Chilo phragmitellus* sowie die Larven von *Thomasiella flexuosa* WTZ., *Giraudiella incurvens* NIJVELDT (Cecidomyidae) und *Lipara lucens* MG. (Chloropidae) zum Opfer. Als Räuber kommen lediglich die Raupen von *Senta maritima* TR. (Noctuidae) in Frage, deren Fraß aber nur kleine *Phragmataecia*-Raupen erreicht, die sich knapp über oder unter dem Wasserspiegel befinden. Mit nicht einmal 0,5% des gesamten Ausfalles ist dieser Faktor fast bedeutungslos.

Faßt man sämtliche Todesursachen zusammen, dann ergibt sich folgendes Bild. Vor der ersten Überwinterung sterben bereits rund 11% der Raupen, in den darauffolgenden Wintermonaten November bis März erhöht sich die Zahl der gestorbenen Tiere nur unwesentlich auf 11,8%. Ab April und hauptsächlich im Mai tritt eine massive Verminderung der Raupenanzahl ein, wenn die Parasitenlarven ihre Wirtsraupen verlassen (Abb. 8). Gegen Ende Mai erreicht die Ausfallsquote bereits 64% und vor der zweiten Überwinterung bis zu 80% der erfaßbaren Raupen. Während und nach der zweiten Überwinterung hingegen ist nur mehr ein geringfügiges Absinken der Individuenzahl zu verzeichnen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß der Zeitraum zwischen März und November des zweiten Jahres für die produktionsbiologischen Berechnungen der wichtigste ist, weil in dieser Zeit 68% der Raupen sterben. Dagegen sterben während der ersten Überwinterung nur 0,8% und während der zweiten noch weniger.

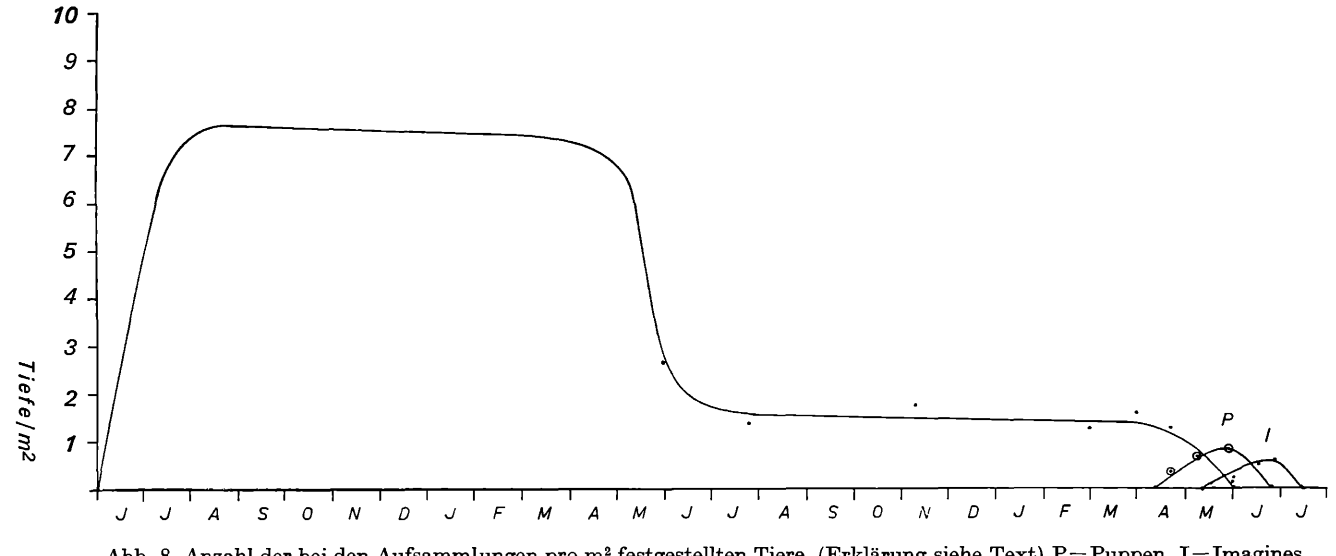


Abb. 8. Anzahl der bei den Aufsammlungen pro m² festgestellten Tiere. (Erklärung siehe Text) P=Puppen, I=Imagines.

4. Biomasse

Unter Biomasse versteht man die zu einem bestimmten Zeitpunkt vorhandene organische Substanz einer Population. Diese kann in Frischgewicht, Trockengewicht oder am besten in Kalorien auf eine Flächeneinheit bezogen angegeben werden (PETRUSEWICZ 1967b). Schwankungen der Biomasse entstehen einerseits durch Gewichtsveränderungen (Zunahme oder Gewichtsverlust) und andererseits durch die Änderung der pro Flächeneinheit vorhandenen Tiere. Es ist also notwendig, die Zahl der pro m^2 lebenden Raupen festzustellen. Im gegenständlichen Fall kann eine Veränderung durch Zu- oder Abwanderung ausgeschlossen werden, da die untersuchten Raupen sehr seßhaft sind und daher nur der Verlust durch Mortalität in Betracht zu ziehen ist.

Die Aufsammlungen waren nicht auf eine Flächeneinheit, sondern auf je 200 Halme bezogen, weshalb für die Errechnung der Zahl pro m^2 die mittlere Bestandsdichte von 70 Halmen/m^2 verwendet wurde, die sich aus den weiter unten beschriebenen Untersuchungen über das Wachstum der Schilfhalme ergab (Tab. 10). Die so erhaltenen Werte sind in der Tab. 5 festgehalten. Trägt man dieselben in einem Koordinatensystem gegen die Zeit auf (Abb. 8), dann erkennt man eine Diskrepanz zwischen der festgestellten und der tatsächlich vorhandenen Raupenanzahl. Aus den Lichtfallenergebnissen geht hervor, daß die ersten Weibchen Mitte Mai erscheinen und nach dem zweiten Flugmaximum zu Julibeginn die letzten sehr vereinzelt auftreten. Damit ist die Zeit der Eiablage von Mitte Mai bis spätestens Ende Juli gegeben. Nach durchschnittlich 14 Tagen schlüpfen die jungen Raupen aus den Eiern, sie sind also ab Ende Mai zu finden. Ende Juli wird der Zuwachs an Raupen immer geringer, bis Mitte August das Maximum der Populationsdichte erreicht ist.

Aus der Anzahl der Tiere/m^2 und dem durchschnittlichen Frischgewicht ergibt sich die in Abb. 9 dargestellte Biomasse. Der eigenartige Knick der Kurve nach der ersten Überwinterung

Tab. 5. Durchschnittliche Anzahl von *Phragmataecia castaneae* pro m^2. L_1=einjährige, L_2=zweijährige Raupen, P=Puppen.

Monat	A. V	E. V	VII	VIII	X	XI	II	III	IV
L_1/m^2......	6,5	6,6	3,2	4,0	5,0	8,0	6,4	8,4	6,4
L_2/m^2	0,7	0,2	1,4	0,6	1,0	1,8	1,3	1,6	1,3
P/m^2	0,6	0,9	—	—	—	—	—	—	0,4

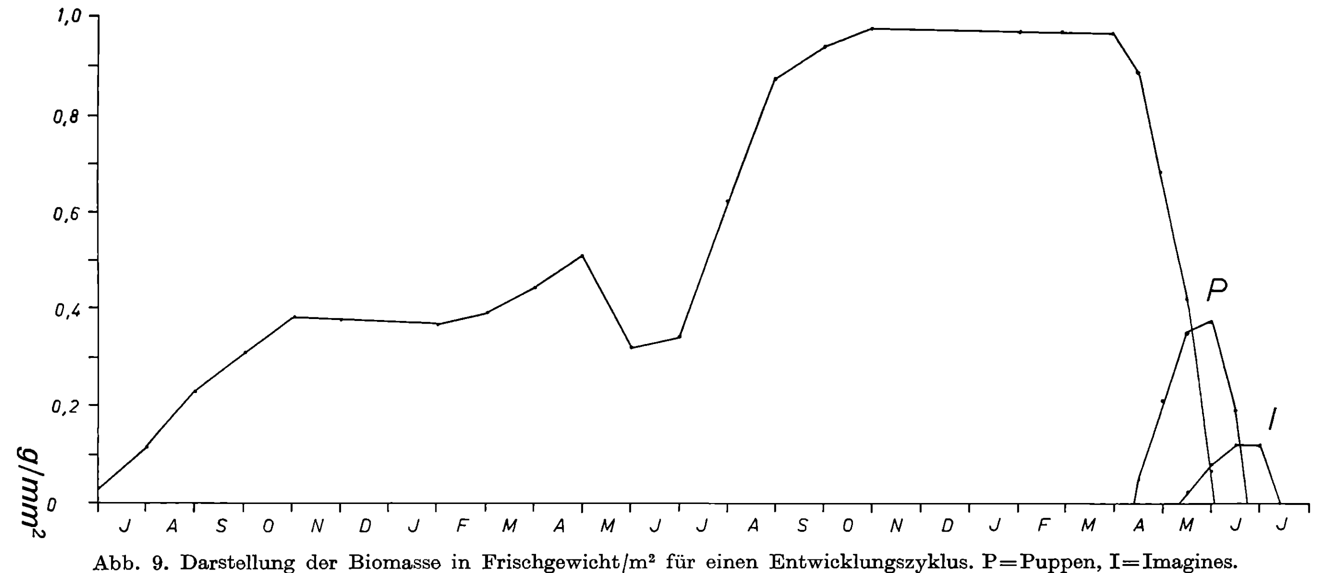


Abb. 9. Darstellung der Biomasse in Frischgewicht/m² für einen Entwicklungszyklus. P=Puppen, I=Imagines.

der Raupen entsteht einerseits durch das in dieser Zeit sehr rasche Wachstum, andererseits durch die gleichzeitig wirksam werdende Steigerung der Ausfallsrate, die den Zuwachs an organischer Substanz bei weitem übertrifft. Obwohl während des ersten Winters 7,5 Raupen/m^2 vorhanden sind, entfallen nur 0,4 g auf einen m^2; dem stehen 1,5 zweijährige Raupen/m^2 gegenüber, deren Biomasse mehr als das doppelte — nämlich fast 1,0 g/m^2 beträgt.

Sobald sich die erwachsenen Raupen verpuppen, sinkt die Biomasse rasch, obwohl in dieser Zeit zwischen zweiter Überwinterung und dem Erscheinen der Imagines keine Mortalität vorliegt. Diese Verringerung kommt durch die großen Gewichtsverluste bei der Verpuppung und später beim Schlüpfen der Imagines zustande (Abb. 6). Ferner überlappen sich die letzten Stadien so stark, daß scheinbar eine vorzeitige Verminderung der Individuenzahl/m^2 stattfindet.

5.1. Respiration

Als Respiration wird jener Energiebetrag bezeichnet, der zur Aufrechterhaltung des Lebens bzw. der Lebensvorgänge innerhalb des untersuchten Zeitraumes verwendet wird (KAZMAREK 1967). Aus der Gleichung $A = P + R$ ist zu ersehen, daß diese Energie aus der assimilierten Nahrung zur Verfügung gestellt wird und damit in direkter Beziehung zur Produktion steht. Die Erfassung dieses Betrages gelingt üblicherweise durch Messung des Sauerstoffverbrauches, da dieser sowohl ein Indikator für viele Lebensvorgänge als auch leicht meßbar ist.

Mit zunehmendem Gewicht der Raupe sinkt der Verbrauch an Sauerstoff pro Gewichtseinheit, demzufolge verbrauchen kleine Raupen pro mg Körpergewicht ein Vielfaches der erwachsenen zweijährigen. Trägt man im doppelt logarithmischen System den O_2-Verbrauch/g·h gegen das Raupenfrischgewicht auf (Abb. 10), dann erhält man eine Regressionsgerade, die das Absinken der veratmeten Menge Sauerstoff bei steigendem Gewicht der Larven darstellt. Aus dieser Regression wurden die Verbrauchswerte der Raupen bei mittlerer Entwicklungsgeschwindigkeit und mittlerem Gewicht (Abb. 6) für die Mitte jeden Monats berechnet.

Als weiterer Schritt zur Erfassung des komplexen Geschehens der Atmung müssen die so erhaltenen Werte auf die tatsächlichen Bedingungen des Freilandes umgerechnet werden, weshalb bei dieser Umrechnung die jahreszeitlichen Temperaturschwankungen zu berücksichtigen sind (Tab. 4).

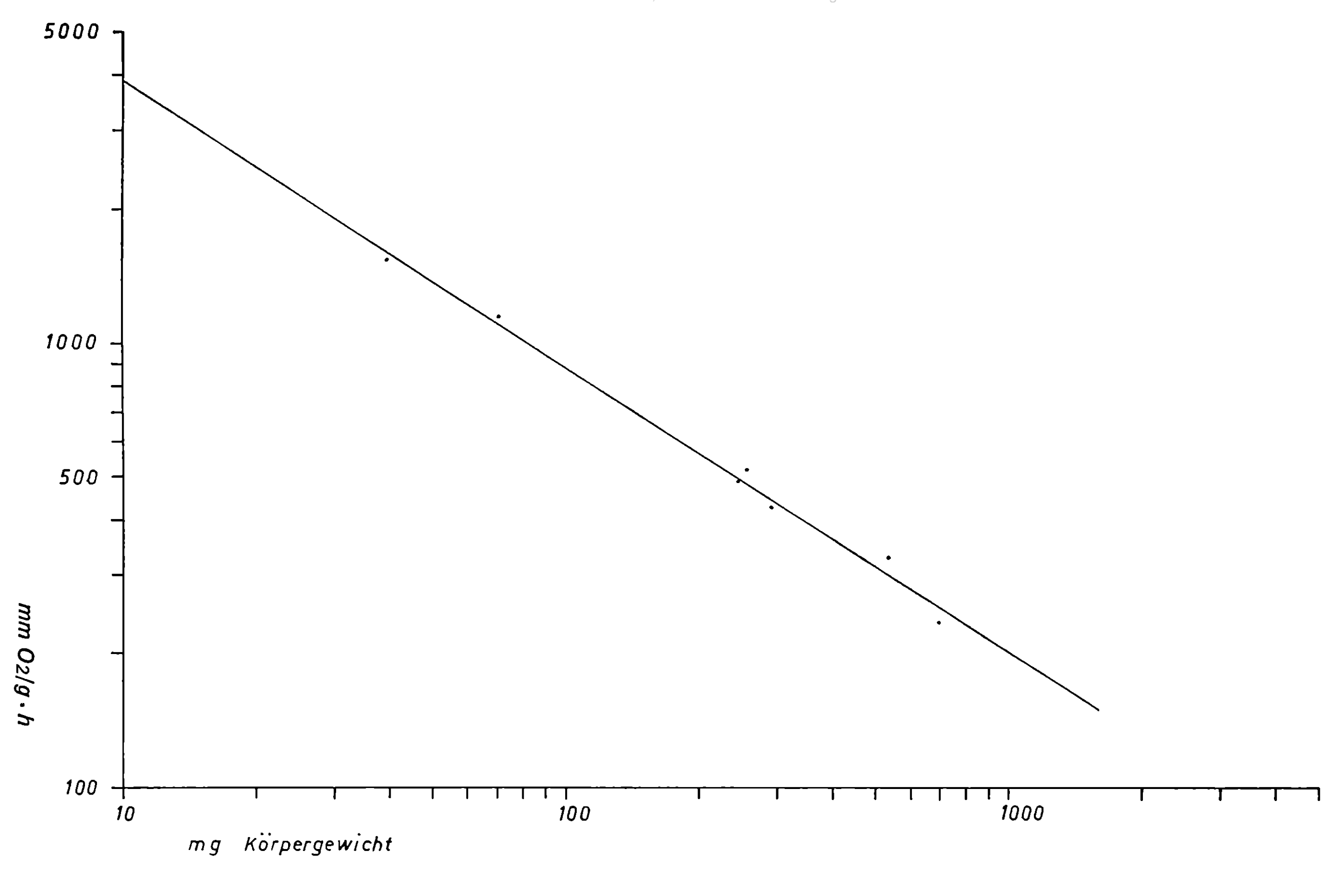


Abb. 10. Sauerstoffverbrauch der Raupen in Abhängigkeit vom Körpergewicht.

Der für die Puppen ermittelte Q_{10} ist mit 3,3 der höchste, einen wesentlich geringeren weisen die Raupen mit 2,8 auf. Für die Imagines ergibt sich ein geringer Unterschied der Q_{10}-Werte bei einer Trennung in Männchen: $Q_{10}=2{,}37$ und Weibchen: $Q_{10}=2{,}16$. Der für die Berechnungen verwendete Temperaturkoeffizient ist nach dem Geschlechterverhältnis gemittelt und beträgt 2,29. Mit diesen Ergebnissen stimmen auch die von HEATH & ADAMS (1967) für *Celerio lineata* (Lepid., Sphingidae) angegebenen Werte: $Q_{10}=2{,}27$ gut überein. Die auf diese Weise temperatur- und gewichtsbezogenen O_2-Verbrauchswerte sind der Abb. 11 für den Ablauf der Entwicklung bis zur Imago zu entnehmen.

Der Verbrauch schwankt in weiten Grenzen zwischen 5500 mm^3 bis 40 $mm^3/g \cdot h$ mit fortschreitender Entwicklung der Raupen. Kurz vor der Verpuppung wird die Atmung unregelmäßig, der Verbrauch sinkt auf rund 100 $mm^3/g \cdot h$ ab, schnellt dann während der Verpuppung rasch bis auf 400 $mm^3/g \cdot h$ hinauf, um nach 3—4 Tagen wieder auf 200 $mm^3/g \cdot h$ abzusinken. Nach diesen niedrigen Anfangswerten nimmt die Menge des veratmeten Sauerstoffs um etwa 20 $mm^3/g \cdot h$ jeden Tag zu, bis ein Verbrauch von 500 $mm^3/g \cdot h$ einen Tag vor dem Schlüpfen der Imagines erreicht ist. Diese Werte wurden bei 20° C gemessen.

Zwischen männlichen und weiblichen Puppen wurde keine Trennung vorgenommen, so daß über etwaige Differenzen im O_2-Verbrauch der Geschlechter keine Angaben gemacht werden können. Der für die weiteren Berechnungen verwendete Wert von 355,1 $mm^3/g \cdot h$ ist der Mittelwert sämtlicher an Puppen durchgeführten Verbrauchsmessungen (56 Messungen), wobei auf den Entwicklungszustand der Puppen keine Rücksicht genommen wurde.

Der von den Imagines veratmete Betrag an Sauerstoff schwankt zwischen 4660 und 473 $mm^3/g \cdot h$, je nach Alter, Größe und Aktivität der gemessenen Tiere. Alle Versuche, bei denen sich die Schmetterlinge unruhig verhielten, wurden nicht berücksichtigt. Derartig hohe Verbrauchswerte, wie z. B. 4660 mm^3 $O_2/g \cdot h$ stammen aber offensichtlich von stoffwechselmäßig sehr aktiven Tieren. Dazu ist zu erklären, daß Nachtschmetterlinge in der Lage sind, ihren Stoffwechsel willkürlich zu beschleunigen und sich damit gleichsam aufzuheizen. Auf dieses Problem möchte ich im folgenden ausführlicher eingehen.

Für die Atmung der Imagines wurde ebenfalls ein Wert ermittelt, der den ausgewogenen Mittelwert des Verbrauches von Männchen und Weibchen darstellt. Die bereits angeführten Grenzen des Verbrauches gelten für die Männchen, die durchschnittlich

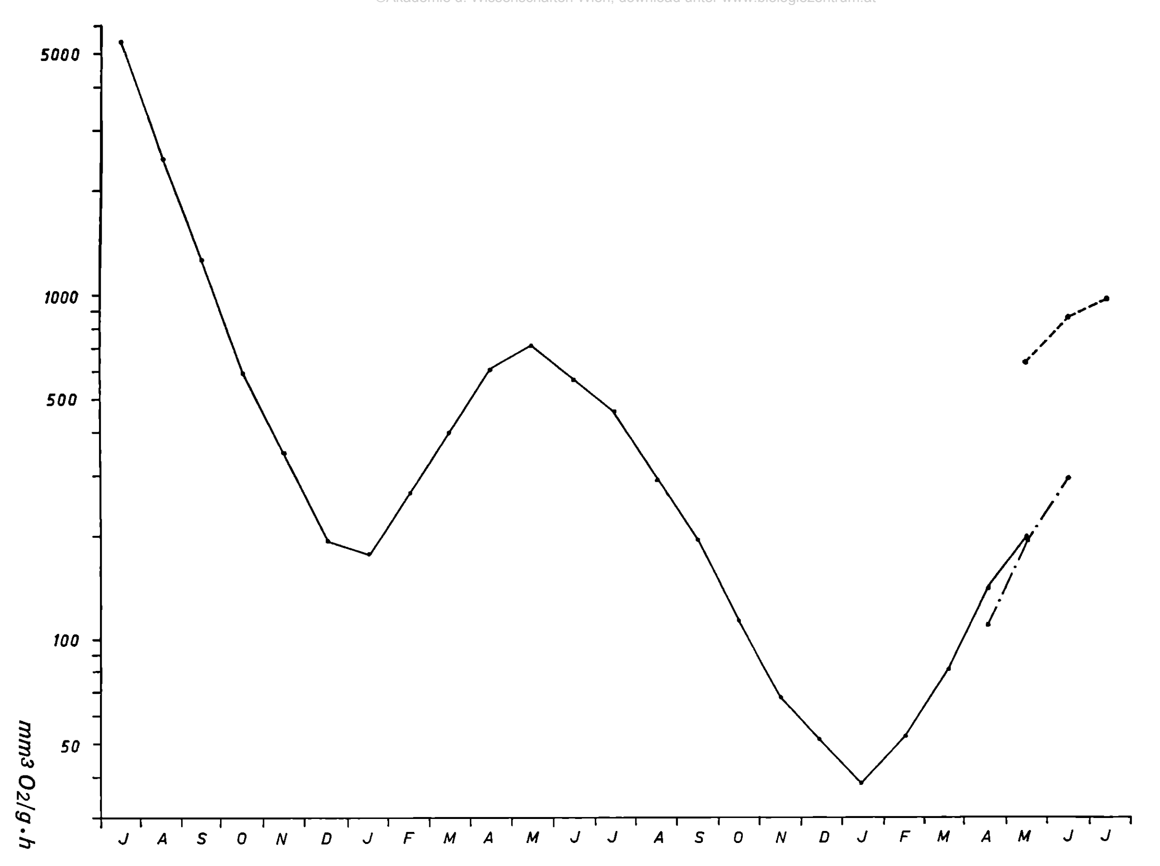


Abb. 11. Sauerstoffverbrauch von *Phragmataecia castaneae* unter Bezugnahme auf die langjährigen Monatsmitteltemperaturen. ———— = Raupen, —·—·—·— = Puppen, - - - - = Imagines.

1116,5 mm^3 $O_2/g \cdot h$ veratmen. Diesen großen Schwankungen gegenüber ist die Atmung der Weibchen wesentlich konstanter, sie schwankt nur zwischen 1074 und 498 $mm^3/g \cdot h$, bei einem Mittelwert von 765,2 $mm^3/g \cdot h$. Demzufolge beträgt der für die Berechnungen verwendete Wert gemäß dem Verhältnis Männchen: Weibchen 960,4 $mm^3/g \cdot h$.

Dieser gemessene Sauerstoffverbrauch gilt natürlich nur solange die Schmetterlinge ruhig sitzen, denn sobald sie in der Nacht aktiv werden und fliegen, erhöht sich der Verbrauch an Sauerstoff auf ein Vielfaches des Bedarfes in Ruhe. Aus diesem Grund ist es unbedingt erforderlich, einen Korrekturwert für die Dauer der Aktivitätsphase anzunehmen. Über die Steigerung des Sauerstoffverbrauches während des Fluges stehen bereits für mehrere Insekten Daten zur Verfügung, so geben KROGH & WEIS-FOGH (1951) für *Schistccerca gregaria* (Orthoptera) eine Steigerung auf das 15—50fache an. Wesentlich höher ist die Steigerungsrate der von ZEBE (1954) untersuchten Schmetterlinge aus den Familien Nymphalidae, Sphingidae, Saturnidae und Noctuidae, welche 50—150mal so viel Sauerstoff während des Fluges verbrauchen. Es ist also durchaus gerechtfertigt, eine 100fache Steigerung für die Zeit der Aktivität anzunehmen. Da die Schmetterlinge rund vier Stunden pro Tag fliegen und die restlichen zwanzig ruhig an einem Halm sitzend verbringen, ergibt sich ein Verbrauch von 3,849.283 mm^3 $O_2/g \cdot Tag$ oder 13.092,8 mm^3/Tier·Tag bei einer Temperatur von 20°C.

5.2. Berechnung des Kaloriengehaltes der Respiration

Unter der Voraussetzung eines Respiratorischen Quotienten (RQ) von 1,0 für die Raupen beträgt der oxykalorische Koeffizient 5,05 cal/cm^3 O_2 (KEIDEL 1970). Der RQ für Puppen und Imagines hingegen liegt bei 0,7, weshalb für diese Stadien der Koeffizient 4,69 cal/cm^3 O_2 verwendet wurde. Mit Hilfe dieser Relation war es möglich, den kalorischen Wert der Respiration zu errechnen und so die Energie, die zur Aufrechterhaltung der Lebensvorgänge dient, in Kalorien auszudrücken.

Zur Berechnung des kalorischen Wertes des insgesamt von der Population verbrauchten Sauerstoffes dienten die Mittelwerte von Biomasse (Abb. 9) und Sauerstoffverbrauch/$g \cdot h$ (Abb. 11) für die in den Tabellen 6—8 angegebenen Zeiträume. Daraus ergibt sich der durchschnittliche Verbrauch/$m^2 \cdot h$ (Abb. 12) während der gesamten Entwicklungsdauer sowie der für die Respiration in der untersuchten Zeit aufgewendete Energiebetrag.

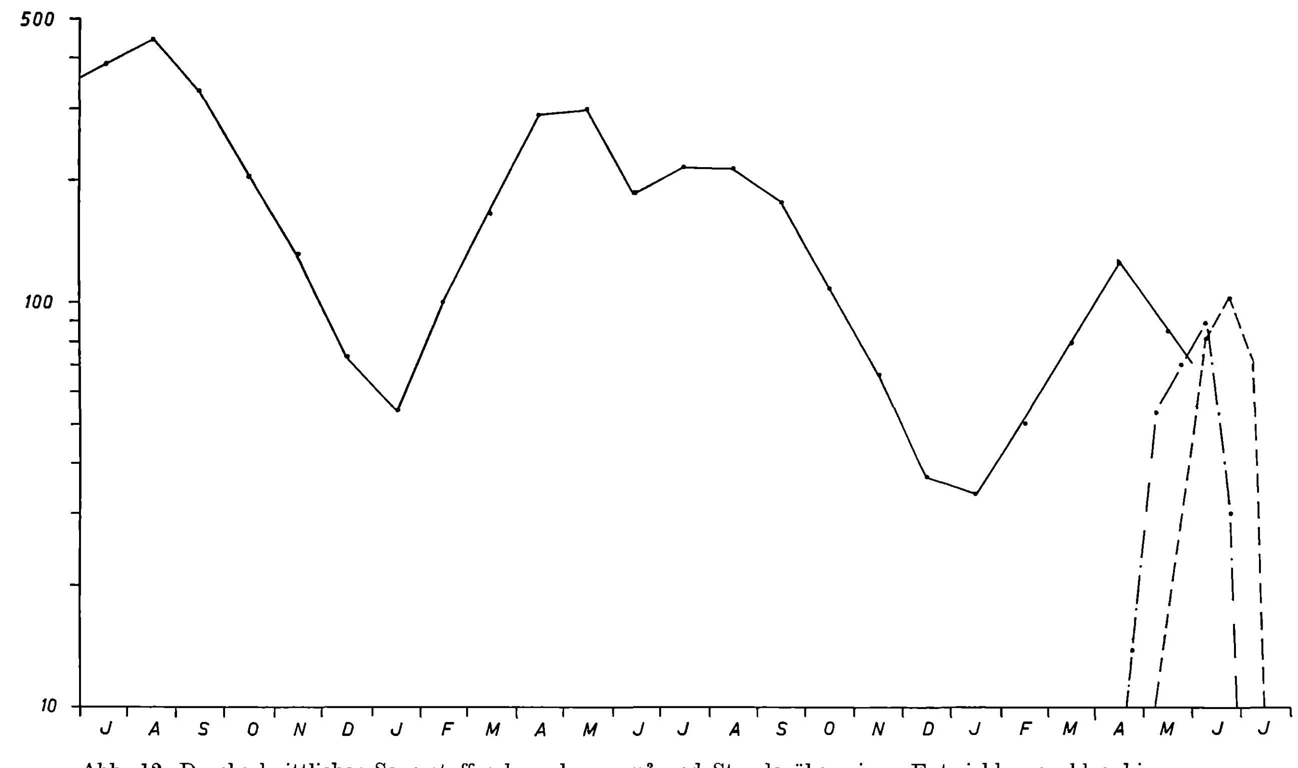


Abb. 12. Durchschnittlicher Sauerstoffverbrauch pro m² und Stunde über einen Entwicklungszyklus hin. ———— = Raupen, —·—·— = Puppen, ---- = Imagines.

Ab August des ersten Jahres bis inklusive November des zweiten beträgt die Respiration 443,3 cal/m² ohne Berücksichtigung der Mortalität und 451,8 cal/m² bei Einbeziehung dieser. Von Anfang Dezember bis zum Tod des letzten Individuums der betrachteten Generation werden ferner 456,6 cal/m² für die Lebenserhaltung verbraucht.

Großen Anteil an diesem Verbrauch haben die Imagines, die allein von Mitte Mai bis Mitte Juli 377,4 cal/m² veratmen. Aus der Tab. 8 sind sowohl die Werte bei Ruhestoffwechsel als auch die für aktive Tiere korrigierten ersichtlich. Zur Korrektur wurde eine vierstündige Aktivitätsphase pro Tag und ein währenddessen 100fach gesteigerter O_2-Bedarf (ZEBE 1954) berechnet.

Tab. 6. Biomasse und Sauerstoffverbrauch der Raupen während des Entwicklungszyklus sowie kalorischer Wert der Atmung pro m²·Zeit.

Monat	g/m²	mm³/g·h	mm³/m²·h	mm³/m²·d	cal/m²·Monat
August	0,175	2526,0	442,0	10609,2	65,12
September	0,268	1242,0	332,8	7988,5	47,45
Oktober	0,345	597,8	206,2	4949,8	30,38
November	0,382	347,1	132,6	3182,2	18,90
Dezember	0,378	193,1	73,0	1751,8	10,75
Jänner	0,372	176,0	54,4	1307,3	8,02
Februar	0,380	263,8	100,2	2405,8	13,34
März	0,417	396,8	165,5	3971,2	24,38
April	0,475	611,5	290,5	6971,1	41,41
Mai	0,420	712,2	299,1	7179,0	44,07
Juni	0,330	561,6	185,3	4447,9	26,42
Juli	0,468	460,0	215,3	5166,7	31,71
August	0,745	288,7	215,1	5161,9	31,68
September	0,908	195,3	177,3	4256,0	25,28
Oktober	0,960	112,5	108,0	2592,0	15,91
November	0,977	67,9	66,4	1593,7	9,47
Dezember	0,975	37,8	36,8	884,5	5,43
Jänner	0,972	34,4	33,4	802,5	4,93
Februar	0,970	52,0	50,4	1210,5	6,71
März	0,968	81,2	78,6	1886,4	11,58
April	0,893	140,1	125,1	3002,6	17,84
Mai	0,435	198,8	86,5	2075,5	13,56

6. Produktion

Produktion ist die Energie jener Biomasse, die von den Individuen, auch den bereits während der Untersuchungszeit gestorbenen, einer Population aufgebaut wird, abzüglich des

Tab. 7. Biomasse und O_2-Verbrauch der Puppen pro $m^2 \cdot$Zeit sowie kalorischer Wert der Atmung.

Monat	g/m^2	$mm^3/g \cdot h$	$mm^3/m^2 \cdot h$	$mm^3/m^2 \cdot d$	$cal/m^2 \cdot$ Monat
Ende April	0,125	110,2	13,8	330,6	1,27
Anfang Mai	0,275	195,5	53,8	1290,3	4,13
Ende Mai	0,363	195,5	71,0	1703,2	5,81
Anfang Juni	0,305	293,4	89,5	2147,7	6,87
Ende Juni	0,103	293,4	30,2	725,3	1,08

Tab. 8. Biomasse und Sauerstoffverbrauch der Imagines. In der Spalte cal/m^2+Korr. ist der wesentlich höhere Energiebedarf aktiver Tiere berücksichtigt, während sonst nur Werte des Ruhestoffwechsels eingetragen sind.

Monat	g/m^2	$mm^3/g \cdot h$	$mm^3/m^2 \cdot h$	cal/m^2	cal/m^2+ Korr.
Ende Mai	0,045	633,3	28,5	2,92	50,98
Anfang Juni	0,095	862,1	81,9	6,28	110,01
Ende Juni	0,120	862,1	103,5	7,94	138,96
Anfang Juli	0,065	1109,0	72,1	4,43	77,47

Gewichtsverlustes der Tiere in dieser Zeit (PETRUSEWICZ 1967b). Da es sich bei sämtlichen produktionsbiologischen Berechnungen um energetische Werte handelt, die durch Stoffumsetzungen verbraucht werden, bietet sich als Maßeinheit cal/Zeit und Fläche oder Gewicht an. Der betrachtete Zeitraum, über den sich die Untersuchungen erstrecken, beginnt mit Anfang August und endet mit November des nächsten Jahres. Die Wahl dieser Termine folgt der Überlegung, daß Anfang August nur mehr eine verschwindend geringe Anzahl junger Raupen neu hinzukommt und daher die ursprünglich vorhandene Biomasse (Bo) lediglich durch die Gewichtszunahme der Raupen vermehrt wird. Das Ende der Produktionszeit im November des zweiten Lebensjahres fällt mit dem Maximum der Biomasse zusammen. In den darauffolgenden Monaten Dezember bis Juni verringert sich die Biomasse durch Mortalität und wesentlich bedeutsamer durch die bei der Verpuppung, während der Puppenruhe und beim Schlüpfen der Imagines auftretenden Gewichtsverluste, wodurch die Produktion zu jedem späteren Zeitpunkt geringer ist als im November.

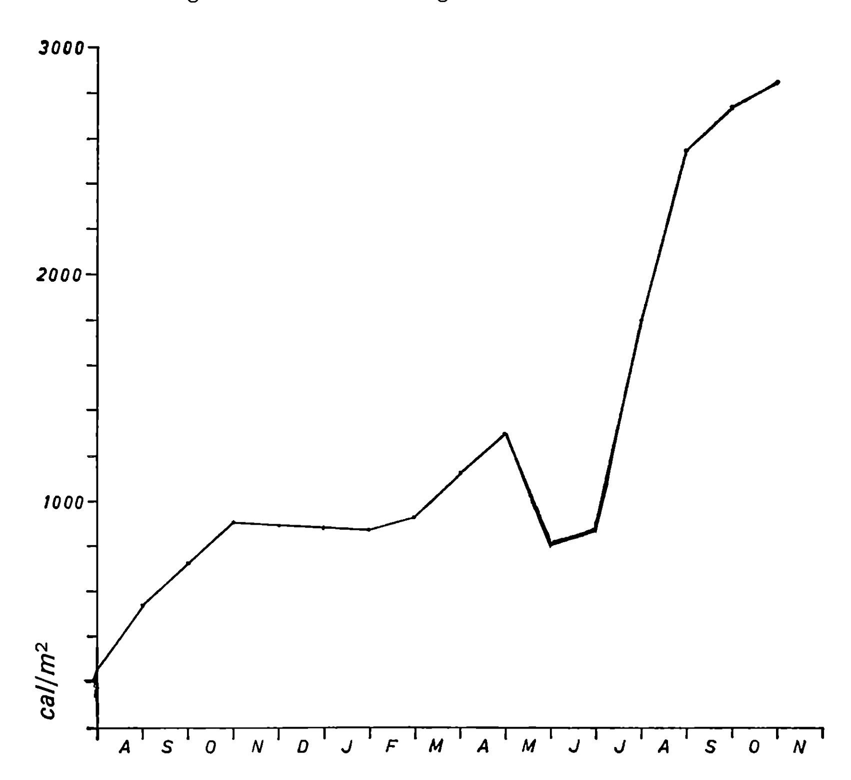


Abb. 13. Biomasse der Raupen in cal/m² zwischen August des ersten und November des zweiten Lebensjahres.

Für die Berechnung der Produktion wurde die Biomasse der Raupen von Frischgewicht (Abb. 9) auf Trockengewicht und cal/m² umgerechnet (Tab. 9, Abb. 13). Nach den so erhaltenen Werten beträgt die Biomasse zu Beginn der Untersuchung (Bo) 259,6 cal/m² und am Ende des untersuchten Zeitraumes (Bt) 2847,0 cal/m², woraus sich ΔB (die Änderung der Biomasse) mit 2587,4 cal/m² ergibt. Mit Hilfe der bereits angeführten Gleichung $P = \Delta B + E$ läßt sich die Produktion vom August bis zum November des nächsten Jahres berechnen. Nimmt man an, daß sich die Individuenanzahl zwischen den einzelnen Zensusterminen jeweils gleichmäßig verringert, dann läßt sich die Elimination für den Zeitraum März—November mit $E = 391{,}8$ cal/m² errechnen. Demzufolge ist $P = 2587{,}4 + 391{,}8 = 2979{,}2$ cal/m². Betrachtet man jedoch die Zeit bis zum Tode der letzten Imagines, so müssen von diesem

Betrag noch alle weiteren Lebenskosten abgezogen werden, es verringert sich dann P um 456,6 cal/m² (=R für die Zeit von November—Juli) und beträgt daher nur mehr 2522,6 cal/m².

Tab. 9. Schwankungen der Biomasse zwischen August des ersten und November des zweiten Jahres. Die Werte sind immer auf den 1. eines jeden Monats bezogen, das Raupengewicht in mg/m² angegeben.

Monat	Frischgewicht	Trockengewicht	cal/m²
August	110,3	34,3	259,6
September	229,5	71,4	540,1
Oktober	304,0	94,5	715,5
November	380,0	118,2	894,4
Dezember	377,5	117,4	888,5
Jänner	375,0	116,6	882,6
Februar	372,5	115,8	876,7
März	392,2	121,9	923,1
April	438,0	151,1	1114,1
Mai	510,0	175,9	1297,2
Juni	322,0	111,1	819,0
Juli	340,0	117,3	864,8
August	620,0	248,0	1810,4
September	875,7	350,3	2556,7
Oktober	937,5	375,0	2737,5
November	975,0	390,0	2847,0

7. Diskussion

In den meisten produktionsbiologischen Untersuchungen wird versucht, die vier Parameter der Gleichung C=P+R+F unabhängig voneinander zu erfassen, um gewisse Kontrollmöglichkeiten der Ergebnisse zu besitzen. Im gegenständlichen Fall ist die Messung der Konsumation C und der nicht assimilierten Nahrung F kaum möglich, da es sich bei den untersuchten Raupen von *Phragmataecia castaneae* um Halmminierer handelt. Es kann daher weder der Fraß der Larven planimetriert werden, noch läßt sich die Wägung der gefressenen Substanz durchführen. Der Weg, C aus der oben angeführten Gleichung auszurechnen, scheitert an der Unbestimmbarkeit von F.

Aus den Arbeiten von GERE (1956), ODUM, CONNEL & DAVENPORT (1962), SMALLEY (1960) und WIEGERT (1965) geht hervor, daß je nach der Qualität zwischen 25 und 35% der aufgenommenen Nahrung bei vergleichbaren herbivoren Insekten assimiliert, der Rest aber als Faeces ausgeschieden wird. Bei einer angenommenen

Nahrungsnutzung von 25% ergibt sich aus der festgestellten Assimilation von 3,44 kcal/m² die Konsumation mit 13,7 kcal/m² und die Faecesmenge mit 10,3 kcal/m².

Im Rahmen der Sauerstoffverbrauchsmessungen bei verschiedenen Temperaturen ergab sich das Problem, daß die Imagines in etwas weniger als 50% aller Messungen bei niedrigen Temperaturen (15°C) mehr Sauerstoff veratmeten als bei 20°C. Es erfolgt also offensichtlich eine Stoffwechselumschaltung, auch wenn keine Aktivität der untersuchten Tiere im Respirometer zu beobachten war. Es ist eine Eigenheit vieler Nachtschmetterlinge, daß sie durch Muskelkontraktionen ihre Körpertemperatur in gewissen Grenzen regulieren können (Heath & Adams 1965, 1967), wogegen Rhopaloceren die Sonne als Wärmequelle verwenden (Clench 1966). Wahrscheinlich werden die Imagines von *Phragmataecia castaneae* durch die Änderung der Versuchstemperatur veranlaßt, ihre Körpertemperatur zu erhöhen, womit auch eine erhöhte Atmung zu verzeichnen ist. Heath & Adams (1967) stellten bei Untersuchungen an *Celerio lineata* (Lepid., Sphingidae) nach Temperaturänderung von 31°C auf 26° einen um 150 mm³/g·min gesteigerten Verbrauch fest.

Diesem Wert zufolge sind die energetischen Kosten der Thermoregulation sehr beträchtlich, sie beeinflussen jedoch nicht die für die Imagines errechnete Respiration, da bei einem Korrekturwert von vier Stunden mit 100fach gesteigertem Verbrauch (Zebe 1954) diese Regulation bereits einbezogen wird.

VI. Halmwachstum und Schädigung des Schilfes (Phragmites communis Trin.)

Phragmites communis ist eine robuste Pflanze mit einer Vielfalt an Möglichkeiten, Schädigungen auszugleichen. Bricht zum Beispiel ein Halm ab, so entsteht unterhalb der Bruchstelle mindestens ein Seitentrieb, welcher sogar blühen kann. Lediglich Schäden am Rhizom oder an jungen Sprossen können nicht überwunden werden und führen somit zu Ausfällen. Eine große Zahl verschiedener Insekten frißt an oder in Stengeln und Blättern dieser Pflanze, doch nur wenige Fliegenmaden und Schmetterlingsraupen sind in der Lage, größeren Schaden anzurichten.

Wie bereits in dem Kapitel „Methode" erwähnt wurde, gelangten in Abständen von ein bis zwei Monaten je 200 Halme aus den Zonen R II, III und IV zur Untersuchung, wodurch die Halmminierer erfaßt werden sollten. Alle Halme wurden, wie ebenfalls dort berichtet, direkt am Boden abgeschnitten.

Eine weitere Untersuchung diente dazu, die Halmdichte und -länge des Schilfbestandes beim Ruster Transsekt zu erfassen. An zwei Terminen wurden die Halme in 38 Versuchsquadraten zu je 4 m² gezählt und gemessen. Tóth (1960) und Tóth und Szabó (1961) bieten mit ihren Arbeiten vom ungarischen Teil des Neusiedler Sees bzw. vom Plattensee einen guten Vergleich zu den Ergebnissen dieser Untersuchung.

1. Normales Wachstum der Halme von Phragmites communis

Nach Beendigung der Samenbildung gegen Ende Oktober treiben aus den Rhizomaugen die jungen Sprosse der nächsten Halmgeneration. Den Winter über wird das Wachstum durch tiefe Temperaturen gehemmt, nach Temperaturerhöhung etwa ab März jedoch wieder fortgesetzt. Mitte April erreichen die Halmspitzen die Wasseroberfläche, worauf eine rasche Streckung der Stengel erfolgt, die Mitte Juni fast abgeschlossen ist. Von da an wachsen die Halme bis Mitte September noch um einige Zentimeter (Tab. 10).

Tab. 10. Höhe der Halme und Halmzahl/m² in den Zonen des untersuchten Gebietes. Die Messungen stammen von mindestens 300 Halmen bzw. 25 Quadraten zu je 1 m² pro Zone.

Zensus	8. Juni 1967			
Zone	R I	R II	R III	R IV
Halmlänge	117	160	215	191
Standardabw.	σ ± 22,4	33,5	18,2	
Wassertiefe	0	0—30	30—55	55—120
Halme/m²	64,8	44,7	70,8	
Zensus	**15. Dezember 1967**			
Zone	**R I**	**R II**	**R III**	**R IV**
Halmlänge	129	166	218	215
Standardabw.	± 58,0	63,2	49,0	
Wassertiefe	0	0—25	25—50	50—110
Halme/m²	67,4	64,9	75,3	

Mit der Ausbildung des Blütenstandes von Anfang bis Mitte September ist das Halmwachstum beendet. Bereits im August beginnen die untersten Blätter gelb zu werden, da von den in

dieser Zeit maximal ausgebreiteten oberen Blättern zu wenig Licht zu ihnen durchgelassen wird (Willer 1944). Das gänzliche Vergilben der Pflanzen setzt mit dem Ende der Blüte ein, aber wie Tóth (1960) feststellt, nicht überall gleichmäßig. Uferwärts stehende Halme werden früher gelb als solche in tieferem Wasser, welche auch länger blühen.

2. Schädigung durch Phragmataecia castaneae Hb.

Die größten und im Schilfgürtel des Neusiedler Sees am häufigsten vorkommenden Halmminierer sind die Raupen des Rohrbohrers. Diese fressen in ihrem ersten Lebensjahr Furchen und Löcher in das Markgewebe der Halme, wodurch sie der Pflanze jedoch keinen sichtbaren Schaden zufügen, da nur wenige Gefäßbündel zerstört werden und die Versorgung der oberen Pflanzenteile nicht eingeschränkt wird.

Nach der Überwinterung verlassen die Raupen erst sehr spät den Halm, in dem sie von Herbst bis Frühjahr gelebt haben. Der Wechsel der Futterhalme erfolgt zu Junibeginn, also zu einer Zeit, in der das Längenwachstum der Stengel zum Großteil abgeschlossen ist. Aus diesem Grund ist eine wesentliche Beeinflussung der Halmlänge durch den Fraß der *Phragmataecia*-Raupen unmöglich. Wie schon im Kapitel „Larvenentwicklung" beschrieben wurde, setzt das stärkste Wachstum dieser Raupen nach dem Halmwechsel ein, der Nahrungsbedarf der Raupen ist daher in dieser Zeit groß. Die zweijährigen Raupen fressen das Markgewebe der frischen Halme gleichmäßig tief bis zu den stark verholzten Geweben, die Tobler (1943) als Guirlanden bezeichnet, aus. Dem Gesagten ist noch hinzuzufügen, daß der Fraßgang sich sowohl im ersten als auch im zweiten Lebensjahr zur Gänze im submersen Teil des Stengels befindet. Lediglich vor der Verpuppung wird der Gang in den über dem Wasser befindlichen Teil des Halmes vorgetrieben.

Die unter Wasser liegenden Teile der Stengel sind nach Tobler (1943) wesentlich weniger verholzt. Daraus wird die beobachtete ausschließliche Bevorzugung submerser Internodien erklärlich. Die dickere Wand in diesem Bereich bietet außerdem mehr Nahrung und bleibt ein weiteres Jahr grün, während der obere Stengelteil vertrocknet.

Äußerlich sind an den befallenen Pflanzen keine Veränderungen wahrzunehmen, nur im Herbst konnte festgestellt werden, daß deren Blätter früher vergilben und ihr Abwurf etwas früher eintritt. Ein Abbrechen der Halme infolge der Fraßtätigkeit der

Raupen (SCHUBERT 1961, BERGMANN 1951) konnte, solange letztere noch darin wohnen, nicht beobachtet werden. Der Raupenfraß beeinträchtigt die mechanische Festigkeit der Wand kaum, da gerade die am stärksten verholzten Teile nicht angegriffen werden. Erst bei zweijährigen Halmen, d. h. den abgestorbenen vom Vorjahr, ist ein Brüchigwerden der angenagten Internodien zu verzeichnen.

Aus den Aufsammlungen zwischen August 1967 und Ende Mai 1968 geht hervor, daß die Bestandsdichte der *Phragmataecia*-Raupen Schwankungen innerhalb des Schilfgürtels aufweist. Eine nach Zonen getrennte Zusammenfassung dieser Werte ist den Tab. 11 und 12 sowie den graphischen Darstellungen (Abb. 14 und 15) zu entnehmen. Am häufigsten werden die Schilfpflanzen in den suboptimalen Beständen der Zone R II von Halmminierern heimgesucht. Ein großer Teil der Halme wird hier durch die Raupen von *Chilo phragmitellus* HB. befallen, die in dieser Zone am häufigsten vorkommen.

Tab. 11. Prozentuelle Verteilung der Halmminierer in den drei untersuchten Zonen, die Angabe der Werte erfolgt in Prozent der gesamten untersuchten Halme.

Zone	R II	R III	R IV
Halme gesamt	1924	2090	1973
davon befallen	19,6	14,2	15,6
befallen durch *Phragmataecia*	8,2	12,2	10,1
Phragmataecia-Raupen	6,5	10,4	8,8
Phragmataecia-Puppen	0,4	0,3	0,3
Phragmataecia-Fraß leer	1,4	1,5	1,0
befallen durch *Pyralidae*	7,8	1,0	2,7
leere Fraßgänge	3,4	0,8	2,2
diverse Schädlinge...	0,8	0,5	0,8
doppelt befallene Halme	0,6	0,3	0,2

Tab. 12. Prozentueller Anteil der einzelnen Gruppen am Gesamtbefall, angegeben in Prozent des Befalles.

Zone	R II	R III	R IV
befallene Halme	378	297	307
befallen durch *Phragmataecia*	41,8	85,8	65,1
befallen durch *Pyralidae*	39,9	7,3	17,2
leere Fraßgänge	17,2	5,9	14,0
doppelt befallene Halme	2,9	2,4	1,3
diverse Schädlinge	3,9	3,8	4,8

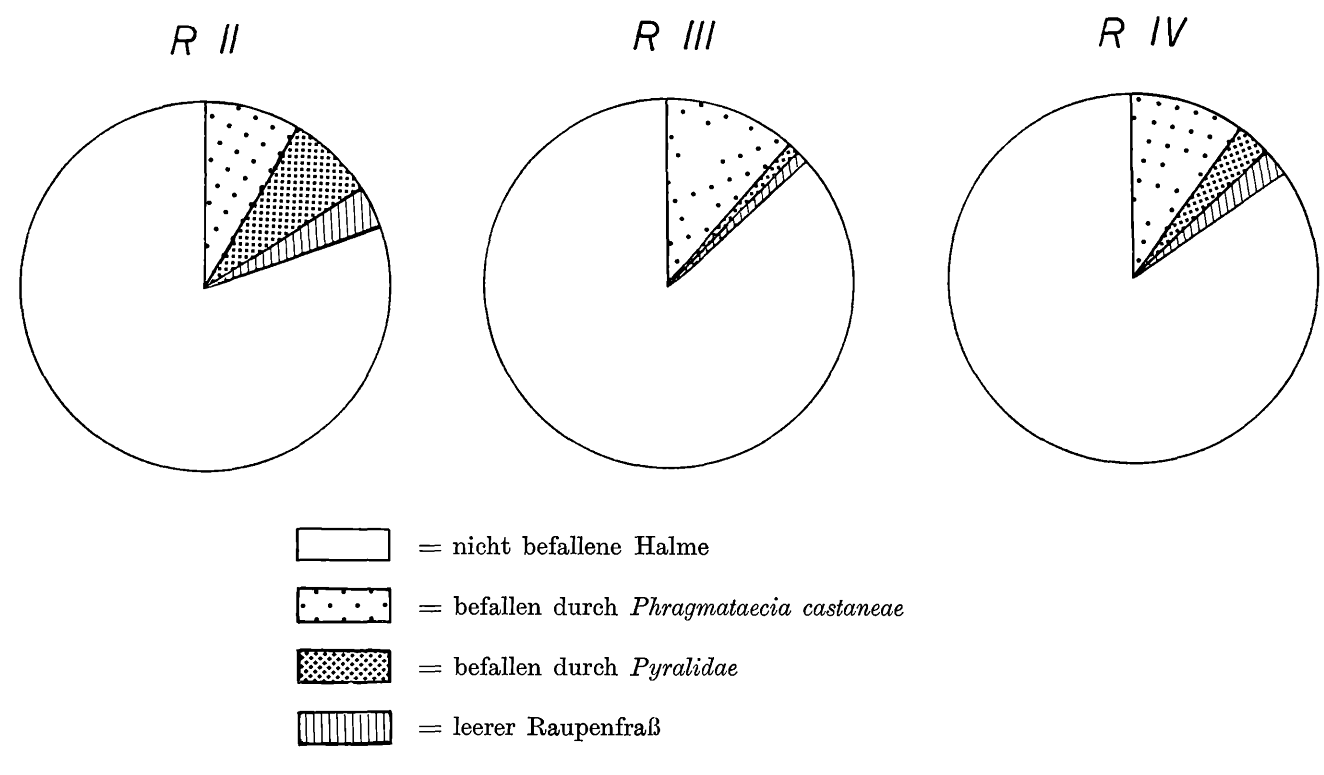


Abb. 14. Prozentuelle Verteilung der Halmminierer in den Zonen R II, III und IV.

In R III und IV überwiegen die Raupen von *Phragmataecia* bei weitem, in R IV machen sie 65,1% und in R III sogar 85,8% des gesamten Befalles aus. Die Tatsache der größten Häufigkeit in R III findet auch in den Ergebnissen der Lichtfallenfänge ihren Niederschlag. Die höchsten Fangzahlen der Fallen wurden ebenfalls in R III erzielt.

Bei den Aufsammlungen entsteht ein gewisser methodischer Fehler dadurch, daß in manchen Fällen die Raupe weiter im Halm abwärts steigt, bis unter die Bodenoberfläche vordringt und dort nicht mehr erreicht werden kann. In solchen Fällen wurde nur der leere Raupenfraß gefunden, nach dem es nicht immer möglich war, den Minierer zu bestimmen. Aus diesem Grund existiert eine Zeile „*Phragmataecia*-Fraß leer" und eine mit „leere Fraßgänge" Unter erstere Gruppe wurden alle Beobachtungen gezählt, bei denen die einwandfreie Identifizierung des Fraßbildes und damit die Zuordnung zu einer Art möglich war.

3. Schädigung durch Pyralidae

Zwei Arten aus der Familie der Pyralidae sind als Halmminierer ebenfalls häufig im Schilfgürtel des Neusiedler Sees anzutreffen: *Schoenobius gigantellus* SCHIFF. und *Chilo phragmitellus* HB. Die Raupen des zuletzt genannten Schmetterlings minieren in den oberhalb des Wassers befindlichen Teilen der Stengel. Ihren ersten Winter sollen sie nach SCHÜTZE (1931) knapp unterhalb der Samenrispe verbringen. Für einen Teil der Raupen mag das zutreffen, viele der von mir gefundenen blieben jedoch den ersten Winter über in ihrem Fraßgang etwas über dem Wasserspiegel. Erst ältere Tiere sind unter diesem anzutreffen, wo sie tiefe Gruben in die Halmwand nagen und dabei weiter gegen die Epidermis vordringen als die Rohrbohrer. Die Verpuppung erfolgt nach der zweiten Überwinterung im submersen Teil desselben Halmes. Vor dem von der Raupe praeformierten Ausschlupfloch bleibt die Epidermis als dünnes Häutchen stehen und verhindert das Eindringen von Wasser in den Fraßgang. Sobald dieses Stück beim Schlüpfen des Schmetterlings verletzt wird, dringt Wasser ein und zersetzt die ohnehin bereits stark angegriffene Wand von innen her, wodurch solche Stengel leicht abbrechen.

Die Raupen minieren häufiger in landseitig stehenden Schilfhalmen, was der hohe Prozentsatz befallener Halme (Abb. 14) in R II beweist. REBEL (1925) fand sie ebenfalls in trocken stehenden Pflanzen öfter als in denen im Wasser. Weiters dringen nach

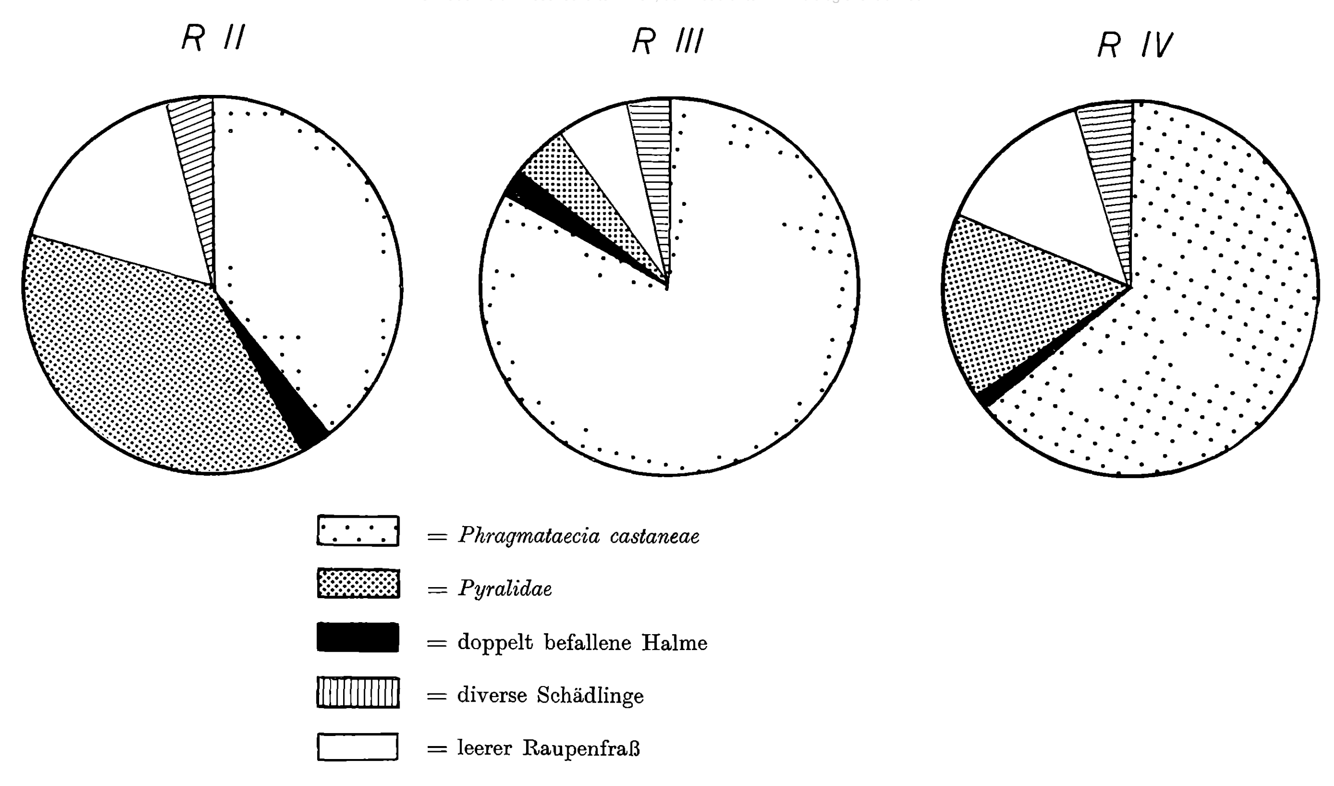


Abb. 15. Anteil der dargestellten Gruppen am Gesamtbefall der Schilfhalme.

diesem Autor die Raupen an trockenen Standorten nach der zweiten Überwinterung über das Rhizom in neue Halme vor, wodurch diese dermaßen geschädigt werden, daß sie nur ⅓ ihrer normalen Höhe erreichen.

Die Raupen von *Chilo phragmitellus* sind in R II am zahlreichsten, in R III selten und etwas häufiger wieder in R IV zu finden (Tab. 11). Es ist daher die stärkste Schädigung der Schilfhalme in der landseitigen Zone zu verzeichnen, während in den anderen Zonen der Befall nicht sonderlich auffällig ist. Schaden leiden die befallenen Pflanzen in der Hauptsache durch die zweijährigen Raupen, die nahe der Halmbasis tiefe Gruben in die Halmwand fressen, wodurch diese Stellen brüchig werden. Weiters wechseln die *Chilo phragmitellus*-Raupen ihre Halme zu einer Zeit, in der diese noch nicht voll ausgewachsen sind, daher erreichen diese selten die Höhe normal wachsender Stengel.

Während die Raupen beider vorher erwähnter Schmetterlingsarten nur in älteren Halmen vorkommen und damit kaum größeren Schaden anrichten, bevorzugen *Schoenobius gigantellus*-Raupen junge, kräftige Schilfsprosse als Nahrung. Sie bohren sich in junge Sprosse, die erst 30—40 cm aus dem Wasser herausragen, fressen knapp über dem Wasserspiegel eine tiefe ringförmige Furche und bringen damit die Spitze mit dem Vegetationskegel zum Absterben. Meistens knickt nach einiger Zeit der verdorrte Halmteil an der Stelle der gefressenen Furche ab. Dennoch ist die Raupe gegen eindringendes Wasser geschützt, da sie den Halm dicht verspinnt, bevor sie weiter vordringt. Bereits bald darauf erstreckt sich der Fraßgang bis in das Rhizom (HANNEMANN 1964). Das weiche Mark, das nach der Zerstörung des Vegetationskegels seine Konsistenz länger beibehält, dient der Raupe als Nahrung, und sobald sie neues Futter benötigt, spinnt sie sich in ein abgebissenes Stück ihres Halmes ein und läßt sich zu einem neuen treiben (SCHÜTZE 1931). Auch bei diesem Halmminierer dauert die Larvenentwicklung zwei Jahre, und die Verpuppung erfolgt wie bei *Ch. phragmitellus* in dem unteren Teil des zuletzt bewohnten Halmes.

Der Befall durch *Schoenobius gigantellus* ist in R III am höchsten, dort werden ungefähr 5% der jungen Schilfsprosse beschädigt. Etwas weniger Raupen kommen in R IV vor, während sie in R II nur relativ selten angetroffen werden können. Obwohl die Populationsdichte dieser Art geringer ist als die der beiden vorher besprochenen Halmminierer, so ist doch der angerichtete Schaden weitaus größer, besonders da ein- und zweijährige Raupen in gleicher Weise mehrere Halme pro Jahr zum Absterben bringen.

Im Gegensatz dazu richten höchstens erwachsene Raupen von *Ch. phragmitellus* und *Ph. castaneae* an einem einzigen Halm wirklich Beschädigungen an.

4. Sonstige Schmetterlinge

Neben den drei besprochenen Halmminierern kommen nur wenige andere Schmetterlingsraupen vor, die in den Schilfhalmen fressen. Durch ihr zahlenmäßig geringes Vorkommen erübrigt es sich, die Zahl der befallenen Halme anzugeben, da diese nur in Promille ausgedrückt werden kann. In den Halmen leben noch folgende Noctuidenraupen:

Nonagria neurica Hb.
Leucania impura Hb.
Leucania obsoleta Hb.
Senta maritima Tr.

Nur über *Senta maritima* wäre noch etwas zu sagen. Ihre Raupe lebt in Phragmites-Halmen, deren Mark sie im Sommer frißt, im Winter ernährt sie sich von den in den Halmen überwinternden Insekten (Rebel 1910). So frißt sie z. B. die Maden von *Lipara lucens* Mg. (Waitzbauer 1969) und die der nicht gallenbildenden Cecidomyidae. Da sie aber nicht unter die Wasseroberfläche im Halm hinuntersteigt, dringt sie nur selten in den Fraßgang der *Chilo phragmitellus*-Raupen ein, die noch weiter unten befindlichen *Phragmataecia*-Raupen entgehen ihr überhaupt.

VII. Zusammenfassung

1. *Phragmataecia castaneae* Hb. ist eine Charakterart für Verlandungsgesellschaften, weshalb sie auch am Neusiedler See häufig vorkommt. Die Hauptflugzeit der Imagines liegt zwischen Mitte Mai und Ende Juli, in dieser Zeit treten zwei Flugmaxima (Ende Mai—Anfang Juni und Julibeginn) auf.

2. Der stärkste Anflug an die Lichtfallen war in der Zone R III zu verzeichnen, was auch der Häufigkeitsverteilung der Raupen entspricht. Die größte Flugaktivität entfiel dabei auf die Stunden vor Mitternacht (21—24 h).

3. Das Geschlechterverhältnis der gefangenen Imagines (10 bis 20:1) entspricht dabei nicht dem tatsächlichen, an Hand der gesammelten Puppen eruierten, Verhältnis von Männchen: Weibchen = 5:4.

4. Je nach der Größe der Weibchen schwankt die Zahl der Eier, sie beträgt im Durchschnitt 300 Eier/♀. Mit Hilfe einer kurzen Legescheide werden die Eier in Gelegen zu 30—80 Stück unter die Blattscheiden geschoben und dort an den Phragmites-Halmen festgeklebt.

5. Die Raupen benötigen zwei Jahre für ihre Entwicklung. Während dieser Zeit leben sie ständig in den submersen Teilen der Stengel von Phragmites communis Trin., die sie nur zum Aufsuchen eines neuen Halmes verlassen. Die Messung der Kopfkapselbreite der Raupen bietet keinen Anhaltspunkt zur Trennung der Larvenstadien, da die Kopfkapsel kontinuierlich und mit der Gewichtszunahme übereinstimmend breiter wird.

6. Nach der zweiten Überwinterung dringt die Raupe in den trockenen, über Wasser stehenden Teil des Stengels ein und verpuppt sich dort. Nach der 20—35 Tage währenden Puppenruhe drängt sich die Puppe durch ein von der Raupe vorgefertigtes und nur mehr von einem dünnen Häutchen verschlossenes Loch aus dem Halm und entläßt darauf den Schmetterling.

7. Von allen erfaßbaren Raupen gelingt es nur rund 20% ihre Entwicklung zu vollenden. Der größte Teil (68%) stirbt zwischen April und November des zweiten Lebensjahres in der Hauptsache durch parasitische Ichneumoniden.

8. Während der ersten Überwinterung entfallen 7,5 Raupen mit einem Gewicht von insgesamt 0,4 g auf einen m^2. Bis zur zweiten Überwinterung sinkt zwar die Anzahl der Raupen auf $1{,}5/m^2$, deren Biomasse beträgt jedoch dann $1{,}0\ g/m^2$.

9. Innerhalb des untersuchten Zeitraumes (August—November des nächsten Jahres) werden unter Berücksichtigung der bereits gestorbenen Tiere $451{,}8\ cal/m^2$ für die Respiration aufgewendet. Dazu kommen noch weitere $456{,}6\ cal/m^2$ für die Lebenserhaltung von Dezember bis zum Tod der letzten Schmetterlinge der betrachteten Generation.

10. Die Produktion für die Zeit von August des ersten Entwicklungsjahres bis November des zweiten, unter Einbeziehung der Elimination ($E = 0{,}39\ kcal/m^2$) zwischen März und November des zweiten Jahres, beträgt $P = 2{,}98\ kcal/m^2$. Bis zum Tod der letzten Imagines verringert sich dieser Betrag um $0{,}46\ kcal/m^2$ ($= R$ November—Juli) und ist dann $P = 2{,}52\ kcal/m^2$.

11. Die Erfassung der Konsumation und des nicht verwerteten Nahrungsanteiles war nicht möglich, die Errechnung dieser beiden Größen mußte daher nach den beschriebenen Überlegungen durchgeführt werden. Aus den Berechnungen folgt: $C = 13{,}7\ kcal/m^2$ und $F = 10{,}3\ kcal/m^2$.

12. Auf Grund der durchgeführten Aufsammlungen ergibt sich, daß *Phragmataecia castaneae* der häufigste Halmminierer in den Halmen von Phragmites communis ist. Es waren 8,2% der Halme in R II, 12,2% in R III und 10,1% in R IV von diesen Raupen befallen.

13. Der Befall durch Pyraliden konzentriert sich in der Hauptsache auf R II, wo 7,8% der Halme von deren Raupen bewohnt wurden. In R III und R IV ist das Vorkommen mit 1,0 und 2,7% wesentlich geringer.

14. Der von den Raupen der beiden Pyralidenarten bewirkte Schaden ist trotz der geringeren Populationsdichte wesentlich größer. Vor allem *Chilo phragmitellus* ist beachtenswert, da er einige junge Schilfsprosse pro Jahr zum Absterben bringt und damit zu echten Ausfällen führt.

Literaturverzeichnis

Balogh, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Akademie Verlag, Berlin; Verlag der ungarischen Akademie der Wissenschaften, Budapest.

Bergmann, A. (1951): Die Großschmetterlinge Deutschlands. (Unter besonderer Berücksichtigung der Formenbildung, der Vegetation und der Lebensgemeinschaften in Thüringen.) Bd. 1 und 3, Urania Verlag, Jena.

Bladergroen, W. (1955): Einführung in die Energetik und Kinetik biologischer Vorgänge. Werf und Co., Basel.

Clench, H. K. (1966): Behavioral termoregulation in butterflies. Ecol. 47, 1021—1034.

Dalla Torre, K. W. (1923): Lepidopterorum Catalogus. Pars 29, W. Junk, Berlin.

Döring, E. (1955): Zur Morphologie der Schmetterlingseier. Akademie Verlag, Berlin.

Gere, G. (1956): Untersuchungen über den Energieumsatz der Raupen der Hyphantria cunea Drury. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. III, 89—105.

Hannemann, H. J. (1964): Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera, II. Die Wickler (s. l.) (Cochylidae und Carposinidae), die Zünslerartigen (Pyraloidea), in Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Teil 50, G. Fischer, Jena.

Heath, J. E. & P. A. Adams (1965): Temperature regulation in the Sphinx moth during flight. Nature Lond. 205, 309—310.

— (1967): Regulation of heat production by large moths. J. Exp. Biol. 47, 21—33.

Heddergott, H. (1949): Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, in: Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 5. Aufl., Bd IV/1. Verlag P. Parey, Berlin — Hamburg.

HERING, M. (1926): Biologie der Schmetterlinge. J. Springer, Berlin.
IMHOF, G. (1966): Ökologische Gliederung des Schilfgürtels am Neusiedler See und Übersicht über die Bodenfauna unter produktionsbiologischem Aspekt. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., Abt. I, 175, 219—235.
KACZMAREK, W. (1967): Methods of production estimation in various types of animal population, in: PETRUSEWICZ, K., Secondary productivity of terrestrial ecosystems Bd. II, 413—446. Polish Acad. Sci., Warschau — Krakau.
KEIDEL, W. D. (1970): Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie. 2. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
KROGH, A. & T. WEIS-FOGH, (1951): The respiratory exchange of the desert locust (Schistocerca gregaria) before, during and after flight. J. Exp. Biol. 28, 344.
KÜHNELT, W. (1971): Grundriß der Ökologie. 2. Aufl. G. Fischer, Jena.
MESCH, H. (1965): Erfahrungen mit Lichtfallen für den Warndienst. Beitr. Entom. 15, 139—155.
MOOK, J. H. (1967): Habitat selection by Lipara lucens Mg. (Diptera, Chloropidae) and its survival value. Archives Néerlandaises de Zool. 17, 469—549.
NISHIDA, T. & T. TORII (1970): A handbook of field methods for research on rice stem-borers and their natural enemies. IBP Handbook No. 14, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
NOPP, H. (1965): Temperaturbezogene Regulation des Sauerstoffverbrauches und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. 50, 641—659.
ODUM, E. P., C. E. CONNEL & L. B. DAVENPORT (1962): Population energy flow of three primary consumer components of old field ecosystems. Ecol. 43, 88—96.
PAGENSTECHER, A. (1909): Die geographische Verteilung der Schmetterlinge. G. Fischer, Jena.
PETRUSEWICZ, K. (1967a): Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems, in: PETRUSEWICZ, K. (ed.): Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Bd. I, 17—50. Polish Acad. Sci., Warschau — Krakau.
— (1967b): Suggested list of more important concepts in productivity studies. ibid. Bd. I, 51—58.
PHILLIPSON, J. (1964): A miniature bomb calorimeter for small biological samples. Oikos 15, 130—139.
PROSSER, C. L. & F. A. BROWN (1962): Comparative animal physiology. W. B. Saunders Comp., Philadelphia — London.
REBEL, H. (1910): Berge's Schmetterlingsbuch. Schweizerbart, Stuttgart.
— (1925): Beitrag zur Biologie von Chilo phragmitellus Hb. Intern. ent. Zeitschr., Guben, 19, 97—100.
SCHOLANDER, P. F., C. L. CLAFF, J. R. ANDREWS & D. F. WALLACH (1952): Microvolumetric respirometry. J. gen. Physiol. 35, 357—395.
SCHUBERT, P. (1961): Beiträge zur Kenntnis der Arthropodenfauna des Schilfgürtels am Neusiedler See. Wiss. Arb. Burgenld. 29, 68—76.

SCHÜTZE, K. T. (1931): Die Biologie der Kleinschmetterlinge unter besonderer Berücksichtigung ihrer Nährpflanzen und Erscheinungszeiten. Verlag des Int. Ent. Vereins E. V., Frankfurt.

SEITZ, A (1913): Die Großschmetterlinge der Erde, Fauna palaearctica. A. Kernen, Stuttgart.

SMALLEY, A. E. (1960): Energy flow of a salt marsh grasshopper population. Ecol. 41, 672—677.

TOBLER, F. (1943): Stengelbau, Festigkeits- und Verwertungsunterschiede beim Schilfrohr. Angew. Botanik 25, 165—177.

TÓTH, L. (1960): Phytozönologische Untersuchungen über die Röhrichte des Balaton-Sees. Anal. Biol. Tihany 27, 209—242.

TÓTH, L. & E. SZABÓ (1961): Zönologische und ökologische Untersuchungen in den Röhrichten des Neusiedler Sees (Fertö-tó). Anal. Biol. Tihany 28, 151—168.

WAITZBAUER, W. (1969): Lebensweise und Produktionsbiologie der Schilfgallenfliege Lipara lucens Mg. (Diptera, Chloropidae). Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., Abt. I, 178, 175—242.

WIEGERT, R. G. (1965): Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems. Oikos 16, 161—176.

WILLER, A. (1944): Untersuchungen über das Rohrgelege der Gewässer. Zeitschr. f. Fisch. 48.

WILLIAMS, C. B. (1935): The times of activity of certain nocturnal insects chiefly Lepidoptera, as indicated by a light trap. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 83, 523—555.

— (1939): An analysis of four years captures of insects in a light trap. I. General survey, sex proportion, phenology and time of flight. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 89, 79—131.

— (1940): An analysis of four years captures of insects in a light trap. II. The effect of weather conditions on insect activity, and the estimation and forecasting of changes in the insect population. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 90, 227—306.

— (1951): Changes in insect populations in the field in relation to previous weather conditions. Proc. Roy. Soc. Lond. B 138, 130—156.

— (1961): Studies in the effect of weather conditions on the activity and abundance of insect populations. Phil. Trans. B. 244, 331—378.

ZEBE, E. (1954): Über den Stoffwechsel der Lepidopteren. Ztschr. vergl. Physiol. 36 (1954), 290—317.